ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 90

4

АПРЕЛЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2005

УДК 581.526.53 + 582.734 (517.3)

© Н. Н. Слемнев,[1] Р. В. Камелин,[1] П. Д. Гунин,[2] С. Н. Бажа[2]

КУСТАРНИКОВЫЕ СООБЩЕСТВА И ИХ РОЛЬ В СУКЦЕССИОННЫХ ПРОЦЕССАХ В ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЕ МОНГОЛИИ

N. N. SLEMNEV, R. V. KAMELIN, P. D. GUNIN, S. N. BAZHA. SHRUB COMMUNITIES AND THEIR ROLE IN SUCCESSIONAL CHANGES IN THE FOREST-STEPPE ZONE OF MONGOLIA

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
[2] Институт экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
109017 Москва, ул. Пятницкая, 47, стр. 3
Поступила 12.11.2004

Впервые в лесостепной зоне Монголии (между Хангаем и Хэнтэем) описаны смены антропогенно сведенных боровых лесов из сосны и лиственницы на кустарниковые сообщества из видов с разной степенью ксерофитности. На примере комплексного обследования пространственных и временных серий сообществ с доминированием *Prunus* (*Amygdalus*) *pedunculata* и *Spiraea aquilegifolia* выявлены причины современной экспансии кустарников в исследованном регионе. Главной причиной является прогрессирующее в историческое время (и видимое в последние десятилетия) иссушение ландшафтов лесостепи. В этих условиях исключительно мала вероятность сочетания условий, благоприятных для массового семенного возобновления не только хвойных, но и мелколиственных древесных пород. В рамках проблемы обсуждаются вопросы истории становления растительного покрова Дауро-Монголо-Маньчжурской провинции и смежных территорий и, в частности, ареала ксерофитного кустарника *Prunus pedunculata*.

Ключевые слова: лесостепь, кустарниковые сукцессии, *Prunus* (*Amygdalus*) *pedunculata*, *Spiraea aquilegifolia*, Монголия.

В лесостепной Монголии на территории между Северо-Восточным Хангаем и Северо-Западным Хэнтэем к настоящему времени практически не осталось истинно коренных разновозрастных климаксовых насаждений из хвойных пород — лиственницы сибирской и сосны обыкновенной. Это обусловлено огромной разницей между скоростями их восстановления и темпами неизбежной хозяйственной деятельности человека (рубки, пожары, выпас скота и пр.). Реликтовые фрагменты подобных насаждений встречаются только в полосе отчуждения вдоль железной дороги на древних грядовых песках в долине р. Хара. Сосновые древостои представлены здесь элементами леса всех классов возраста — от подроста до спелых и перестойных. Кроме того, в древостоях присутствуют отдельные деревья и пни климаксовой стадии в возрасте около 300 лет с диаметром ствола до 1 м. Такие же особи сосны единично встречаются в длительно-производных березняках. Имея в качестве эталона строение и возрастную структуру реликтовых коренных сосняков и лиственничников, в том числе и сохранившихся в заповеднике Богдо-Ула, современный состав лесного фонда бореального пояса можно представить следующими сукцессионными сериями: а) производные и коренные, чистые и смешанные хвойные (лиственничные и сосновые) леса (условно одновозрастные и разновозрастные субклимаксовые); б) производные хвойно-мелколиственные леса; в) коротко-производные и длительно-производные субклимаксовые мелколиственные леса. Возраст большей части производных лесов определяется временем установления народной власти в Монголии (1921 г.), вспышкой гражданского и промышленного строительства, а затем и строительства железной дороги Алтан-Булак — Улан-Батор — Дзамын-Уд, когда интенсивно вырубались легко доступные высокопроизводительные бореальные леса. Можно предполагать, что в результате концентрированных рубок и пожаров в общей аридной обстановке экспозиционной лесостепи в этой части Монголии пространственное размещение производных древостоев приобрело еще более выраженный островной характер.

До сих пор сукцессии в бореально-лесостепных лесах Монголии специально не изучались. Ранее в литературе отмечалось, что на вырубках и гарях в этих лесах хвойные насаждения восстанавливаются по классическому варианту европейских и юго-западно-сибирских смен, т. е. со сменой пород. Довольно часто формируются длительно-производные березняки, наблюдаются также случаи смен на степные сообщества (Коротков, 1976; Леса..., 1978). Однако в ходе обследования значительной территории между Хангаем и Хэнтэем мы не встречали практически ни одного сколько-нибудь крупного массива с подростом или с молодняком (в пределах I—II классов возраста) хвойных или мелколиственных пород. В то же время именно в этом районе наиболее развиты, особенно в низкогорьях, обрамляющих низовья долин рек Орхона, Еро и отчасти Селенги, чистые и смешанные заросли из ксерофитных, мезоксерофитных и ксеромезофитных кустарников *Prunus* (*Amygdalus*) *pedunculata* (лжеминдаля черешкового), *Spiraea aquilegifolia* (спиреи водосборолистной), *Armeniaca sibirica* (абрикоса сибирского), *Betula fusca* (березы бурой) и *Potentilla parvifolia* (курильского чая). Лишь в статьях одного из авторов были опубликованы сведения о составе и строении некоторых сообществ сибирского абрикоса и лжеминдаля черешкового (Камелин, 1994, 2004). Однако в этих работах строение ценозов детально не изучалось.

В задачу настоящей работы входило изучение строения напочвенного покрова, а также структуры древесного и кустарникового ярусов серии смежных и автономных, чистых и смешанных кустарниковых сообществ в целях выявления временных и пространственных характеристик их становления, формирования и функционирования.

Материал и методика

Исследования кустарниковых сообществ в лесостепи проводили в 2001—2003 гг. в секторе между Северо-Восточным Хангаем и Северо-Западным Хэнтэем с координатами от 49° 58′ до 47° 28′ с. ш. и от 103° 45′ до 107° 19′ в. д. (рис. 1; табл. 1). Всего обследовали 12 полигонов, на которых выбрали 30 участков. Для выявления временной и пространственной динамики кустарникового яруса и травяного покрова на разных полигонах брали также древесные насаждения, смежные с кустарниковыми сообществами, и серии таковых с разной крутизной и экспозицией склонов.

В лесных и кустарниковых сообществах на пробных площадях размером от 100 до 1000 м^2 проводили полные геоботанические описания и таксационные измерения, включающие измерения у деревьев высоты, диаметров ствола и кроны; у кустарников — высоты, минимального и максимального диаметра каждой особи. Размеры кустарников характеризовали дополнительно такими показателями,

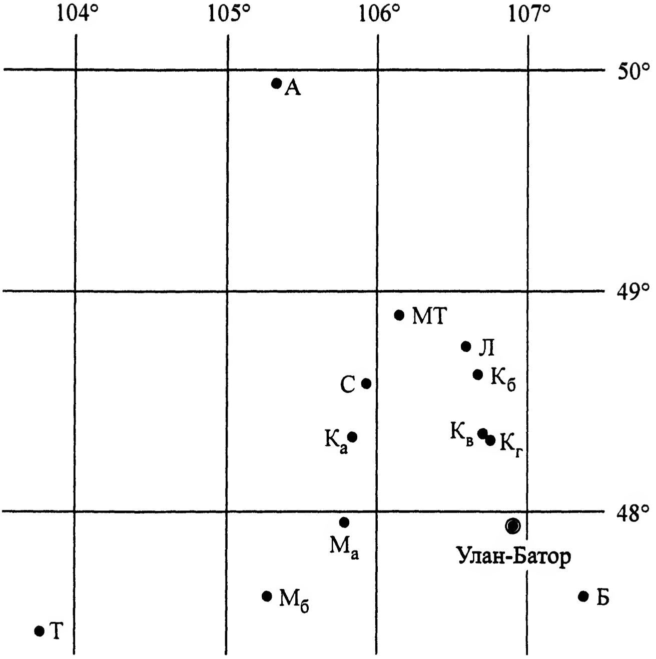

Рис. 1. Географическое положение полигонов с древесными и кустарниковыми сообществами в лесостепной зоне Монголии.

А. 1 — абрикосовое разнотравно-злаково-осоковое (ЮЗ, 15—16°), 2 — абрикосовое разнотравно-осоковое под сосновым горельником (З, 8—10°); Б. 1 — березовое (*Betula fusca*) разнотравно-злаково-осоковое (С, 7—8°), 2 — лиственничное осоково-злаковое (С, 15—20°); $К_а$. 1 — курильскочаевое ковыльно-осоковое (ССЗ, 5—7°), 2 — курильскочаевое полынно-осоковое с единичными соснами (СЗ, 8—12°); $К_б$ — курильскочаевое разнотравно-осоковое с единичными деревьями сосны и лиственницы (СВ, 10°); $К_в$ — курильскочаевое разнотравно-осоково-злаковое зеленомошное с единичными усохшими лиственницами (С, 15—17°); $К_г$ — курильскочаевое ковыльно-осоковое зеленомошное с единичными лиственницами (С, 18—20°); Л — см. табл. 1; $М_а$. 1 — лжеминдально-разнотравно-злаковое, 2 — лжеминдально-таволговое злаково-разнотравное (ЮВ, 25°), 3 — разнотравно-злаковое с лжеминдалем (С, 15—20°); $М_б$. 1 — лжеминдальное псаммофитно-ковыльно-прутняковое, 2 — лжеминдально-хвойниковое (*Ephedra sinica*) редкотравное (Ю, 15°); МТ. 1 — таволгово-лжеминдальное (гмелино) полынно-ковыльное, 2 — таволгово-лжеминдальное разнотравное (ЮЗ, 28—30°), 3 — лжеминдально-таволговое разнотравное (ЮВ, 30°), 4 — сложнокустарниковое разнотравно-злаковое (С, 35°); С — 1; Т. 1 — таволгово-карагановое разнотравно-злаково-осоковое, 2 — березово-осиновое разнотравно-злаково-осоковое (В, 18—20°). В скобках — экспозиция и крутизна склона.

как площадь проекции кроны (S), приравненной к кругу, и объем особи (V) — произведение S на высоту. Проективное покрытие крон кустарников на единице площади рассчитывали как произведение S на численность особей. Таким же образом вычисляли и запас надземной фитомассы. Массу средних особей кустарников определяли по универсальному для 4 исследованных видов уравнению регрессии: $y = 0.0531x^2 + 0.5835x$, где y — сухая фитомасса в кг; x — объем особи, м^3 (рис. 2). Фитомассу (y, кг) средней модели сосны рассчитывали по уравнению $y = 21.92 - 4.11x + 0.51x^2$, где x — диаметр ствола на высоте груди в см (Слемнев. 1969); таковую же для лиственницы интерполировали по таблице, представляющей фракционную фитомассу деревьев в зависимости от их метрических размеров и возраста (Данилин, Цогт, 1990). В сообществах, где таксацию кустарников не проводили, а учитывали только численность особей, надземную фитомассу и проективное покрытие полога определяли по массе и площади проекции кроны средних особей того или иного вида со смежных участков, либо с соседних полигонов.

ТАБЛИЦА 1

Географическая характеристика древесных и кустарниковых сообществ в лесостепной зоне Монголии

Растительные сообщества	Индекс	Координаты	Высота над ур. м., м	Экспозиция, крутизна склона, °	Размер пробной площади, м^2	Примечания
Таволгово-лжеминдальное (гмелино)полынно-ковыльное	МТ	48°53′ с. ш. 106°10′ в. д.	859	ЮЮЗ 30—32	500	Заповедный участок. Выход гранитных скал и камней, гранитный элювий до 70 %
Сосново-лиственничное зеленомошное	Л$_1$	48°45′ с. ш. 106°35′ в. д.	1002	ССЗ 28—29	400	Полнота древостоя — 0.2—0.3. Зеленые мхи — 85 %
Лжеминдальное-курильскочаево-таволговое ковыльно-осоковое	Л$_2$	То же	1025	ЗСЗ	400	Переход от короткого крутого склона к лощине
Лжеминдально-таволговое разнотравно-осоково-злаковое	Л$_3$	» »	1089	З 24—25	625	Каменистость до 25 %. Внизу склона единичные сосны
Лжеминдально-таволговое злаково-осоковое	Л$_4$	» »	1089	ВЮВ 16—17	625	Щебень и гравий до 10 %. Вне участка отдельные сосны
Таволгово-лжеминдальное разнотравно-леспедециевое	Л$_5$	» »	1103	ЮЗ 29—30	400	Каменистость до 40—50 % с выходом скальных пород
Сосновое осоково-зеленомошное	С$_1$	48°35′ с. ш. 105°55′ в. д.	1120	ЗСЗ 29—30	100	Зеленые мхи — 40 %. Выход коренных пород до 10 %
Сосновое лжеминдально-таволговое овсянициево-осоковое	С$_2$	То же	1150	З 25—30	625	Полнота древостоя — 0.1—0.2. Зеленые мхи — до 15 %. Выход коренных пород до 40 %
Лжеминдально-таволговое пижмово-полынно-осоковое	С$_3$	» »	1150	З 30—31	625	На участке сухая сосна. Накипные лишайники — до 10 %. Выход коренных пород до 40 %
Таволгово-лжеминдальное злаковое	С$_4$	» »	1150	Ю 32—35	100	Накипные лишайники — 3 %. Каменистость — 60 %
Таволговое ковыльно-осоковое	С$_5$	» »	1112	ССЗ 10—12	100	Пологий склон в месте перехода к крутому (30°)
Лжеминдальное разнотравно-злаковое	Ма$_1$	47°57′ с. ш. 105°′47 в. д.	1229	Ю 18—19	400	Поверхность склона сильно эродирована. Крупный и мелкообломочный черно-белый кварцит — до 70 %
Лжеминдальное псаммофитно-ковыльно-прутняковое	Мб$_1$	47°37′ с. ш. 105°14′ в. д.	1098	Ю 25—30	1000	Поверхность склона сильно опесчанена
Таволгово-карагановое разнотравно-злаково-осоковое	Т	47°28′ с. ш. 103°46′ в. д.	1426	ВСВ 10—12	400	Выход материнских пород — до 20 %

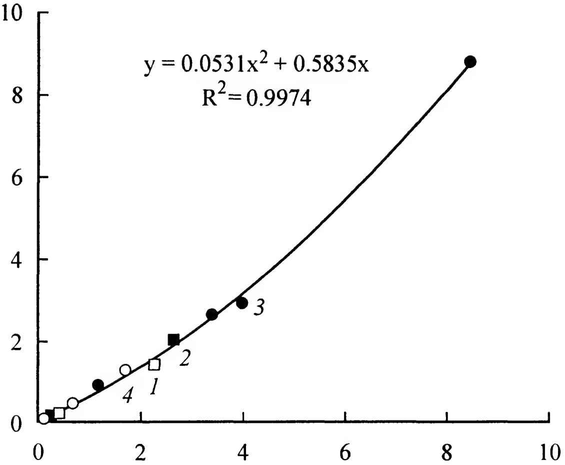

Рис. 2. Связь фитомассы надземной части с объемом модельных особей кустарников.
1 — Armeniaca sibirica, *2 — Betula fusca*, *3 — Prunus pedunculata*, *4 — Spiraea aquilegifolia*. По оси абсцисс — объем, м^3; по оси ординат — сухая фитомасса, кг.

В настоящей работе приводятся материалы только по кустарниковым сообществам с участием или доминированием таволги и лжеминдаля (табл. 1).

Результаты и обсуждение

Сообщества, характеризуемые в данной работе (табл. 2), хорошо разделяются на 4 блока, представляющие разные варианты сукцессий, преимущественно антропогенных, в которых участвуют разные виды кустарников, образующих в лесостепи Монголии и самостоятельные ассоциации.

Первый блок — сообщества разреженных боров и боровых редин (Л$_1$, С$_1$, С$_2$). В боровой лиственничной редине с сосной (Л$_1$) видную роль играют ксеромезофильные кустарники *Cotoneaster neo-popovii*, *Ribes pulchellum*, *Potentilla parvifolia.* Из мезоксерофильных кустарников имеется только *Spiraea aquilegifolia.* В травяном ярусе господствует *Carex pediformis*, злаков мало, что связано с мощным развитием зеленых мхов (до 85 %). Разнотравье представлено бедно, нет ни собственно таежных, ни строго боровых видов. Всего в сообществе 28 видов, преобладают лугостепные растения, более тесно с кустарниковыми ценозами связаны лишь *Lespedeza juncea*, *Saussurea salicifolia*, *Thalictrum squarrosum.* Строго дифференциальными видами в данной серии сообществ являются *Festuca lenensis*, *Agrimonia pilosa*, *Leontopodium conglobatum.*

Боровое сообщество сосны (С$_1$) с полнотою древесного яруса 0.6—0.9 характеризуется значительной ролью тех же ксеромезофитных кустарников (общее покрытие до 12 %), но, кроме *Spiraea aquilegifolia*, здесь прибавляются и (мезо)ксерофитные *Prunus pedunculata* и *Caragana pygmaea*, а также карликовый кустарничек *Ephedra* sp. (*dahurica*?). В травяном ярусе также господствует *Carex pediformis*. из злаков есть только боровой *Stipa sibirica* s. l. Но моховой покров здесь развит меньше, а поэтому — богаче разнотравье. Всего в ценозе 38 видов, и в их числе дифференциальные боровые и лугостепные *Artemisia sericea*, *Polygonatum odoratum*, *Saxifraga spinulosa*, *Sedum pallescens*, *Viola* sp. (*arenaria*?)? *Papaver rubro-aurantiacum*, *Sanguisorba officinalis*, *Geranium sibiricum* и обычно более связанный с кустар-

ТАБЛИЦА 2

Флористический состав, проективное покрытие (%) и обилие видов по Друде в древесных и кустарниковых сообществах в лесостепной зоне Монголии

Жизненная форма, вид	Л$_1$	С$_1$	С$_2$	Л$_2$	С$_3$	Л$_4$	Л$_3$	Т	С$_5$	С$_4$	Мб$_1$	Ма$_1$	МТ	Л$_5$
Деревья														
Larix sibirica	16													
Pinus sylvestris	3.8	60	10.4		1.6									
Кустарники														
Caragana microphylla								5			sol	+		
C. spinosa												+	+	
C. pygmaea		sol				sol	sol				3			
C. stenophylla								3					+	
Cotoneaster neo-popovii	4.5	6.3	1.3	1.9	0.5		+	+						
Lonicera sp.													+	
Potentilla parvifolia	1.8	0.8	sol	5.1	sol				0.8					
Prunus pedunculata		sp	8.7	2.4	13.9	4.2	2.2			21.7	10.4	11	16.6	23.1
Ribes pulchellum	2.5	4.1	0.4	0.6	0.3						sol			
Salix sp.													+	
Spiraea aquilegifolia	0.7	0.8	11.9	21.7	14.4	4.6	3.5	7	35.4	5.7		+	5.4	8.9
Кустарнички														
Caryopteris mongolica							r					5		sol-gr
Ephedra sinica											sol	1	1	
Ephedra sp. (*dahurica*?)		sol												
Thymus baicalensis						sol-gr	sol-gr							sol-gr
Th. gobicus			sol		sol									
Полукустарники														
Artemisia gmelinii												+	5	
Kochia prostrata										cop$_1$	10	+		
Злаки														
Agropyron cristatum s. l.	sol			sol-gr	sol	sol-gr	sol-gr	sol		cop$_1$		2	+	sol
Bromus korotkiji											10			

Cleistogenes kitagawae						sol	sp							sol-gr
Cl. squarrosa					sol			cop$_1$		sp	1	2	3	
Festuca dahurica											sol			
F. lenensis	sol-gr													
F. sibirica	sol		cop$_2$	sol-gr	cop$_1$	sol-gr	sp			sp				
Helictotrichon dahuricum												2		
Koeleria cristata s. l.			sp		sol	sol	sp			sol	1	+		sol
Poa botrioides	sol-gr		sol	sol-gr	sol	sol	sp	sol						
Setaria viridis s. l.												+		
Stipa baicalensis			sol	cop$_1$	sol	sol	sol		cop$_1$	cop$_1$		3	2	
S. krylovii								sol			20	10		
S. sibirica s. l.	sol	sol	sp	sol	sol	sol	sp	sp		cop$_1$	3			sol
Осоки														
Carex korshinskyi			cop$_1$	cop$_1$	cop$_1$	sp	cop$_1$	cop$_2$						
C. pediformis	cop$_{1-2}$	cop$_3$	cop$_2$	cop$_1$	cop$_3$	cop$_1$		sol	cop$_2$					
Разнотравье														
Adenophora stenanthina	sol			r	sol									
Agrimonia pilosa	r													
Allium anisopodium							sol				2	+		
A. bidentatum				sol		r	sol							
A. leucocephalum			sol	sol	sol	sol	sol	sol		sol			1	sol
A. prostratum					r						7			
A. splendens					sol					sol				
Alyssum obovatum						sol-gr	r							
Amethystea caerulea												2	1	
Androsace incana			sol			sol-gr						1	2	
Artemisia commutata					sol	sol	sol-gr	sol		sol				
A. dracunculus s. l.				sol				cop$_3$	sp					
A. frigida				sol	sol	sol-gr	sol-gr	sp			sol	+	2	sol
A. laciniata	sp			sol		sol-gr	sol-gr							sp
A. macrocephala								sol						
A. mongolica		sol	sol											
A. palustris											+			

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Жизненная форма, вид	Л$_1$	С$_1$	С$_2$	Л$_2$	С$_3$	Л$_4$	Л$_3$	Т	С$_5$	С$_4$	Мб$_1$	Ма$_1$	МТ	Л$_5$
A. messerschmidtiana			sol		cop$_1$					sol				
A. scoparia										sol				
A. sericea		sol												
Asparagus dahuricus											r	+		
Astragalus tenuis						r	sol							sol
Axyris amaranthoides								sp						
A. hybrida														r
Bupleurum scorzonerifolium	sol		sol	sol	sol	sol	sol		sol			+		
Campanula glomerata									sol					
Chamaerhodos erecta			sol		sol					sol	1		1	
Chenopodium acuminatum												+	1	
Ch. album										sol			1	r
Ch. aristatum												1		
Cymbaria dahurica							sp	sol						sol-gr
Dianthus versicolor			sol	sol	sol	sol	r				sol	+		
Dontostemon integrifolius					r					sol	sol	+		
Erodium stephanianum												+		
Euphorbia discolor										sol				
Filifolium sibiricum					cop$_1$	cop$_1$	sp							
Galatella dahurica	sol								sol-sp					
Galium verum		sol	sol	sol	sol	sol-gr	sol		sol-sp		sol			
Gentiana decumbens		sol		sol		r			sol					
Geranium pseudosibiricum									sol					
G. sibiricum		sol												
Goniolimon speciosum						sol	r	sol		sol	sol			
Haplophyllum davuricum												2	1	
Hedysarum chalchorum											sol			
Heteropappus altaicus	sol			cop$_1$		sol-gr			sol	sol				
H. hispidus		sol			sol			sol				sol		
Hieracium umbellatum				r										
Iris dichotoma											sol			

Leontopodium leontopodioides			sol						sol					
L. conglobatum	sol-gr													
Lespedeza davurica						sol				sp	+			
L. juncea	sol		sol	r	sol	sp	r			sol				cop_1
Lilium pumilum				r		r	r			sol				r
Linaria acutiloba	r						sol		sol					
Medicago falcata						sol								
Melilotus albus	sol													
Orostachys malacophylla			sol		sol									
O. spinosa						sol	r				sol			
Papaver rubro-aurantiacum		sol												
Patrinia sibirica	sol	sol	sol	sol		sol				sol				
P. rupestris					sol									
Peucedanum baicalense		sol	sol		sol				sol					
P. hystrix						sol	r							
Phlomoides tuberosa	sol	sol	sol	sol	sol	r		sol	sol-gr					
Polygala sibirica										sol				
Polygonatum odoratum		sol												
P. sibiricum		sol	sol	sol-gr	sol		sol			sol				
Polygonum angustifolium					sol	sol	sol-gr							
Potentilla acaulis			sol		sol	sol-gr	sol-gr	sp	sol		3			
P. bifurca									sol					
P. sericea						sol								
P. pensylvanica												+		
P. tanacetifolia		sol	sol	sol	sol	sol	sol	sol	sol				2	r
Ptilotrichum davuricum							sol					+		
Pulsatilla turczaninovii		sol	sol		sol	sol	sp			sol	1			r
P. flavescens												+		
Rhaponticum uniflorum		sol	sol	r	sol	sol	sol			sol				r
Rheum undulatum									sol		sol			
Rubia cordifolia		sol												
Salsola collina										sol		3	1	
S. pestifera											sol			
Sanguisorba officinalis		r												

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Жизненная форма, вид	Л₁	С₁	С₂	Л₂	С₃	Л₄	Л₃	Т	С₅	С₄	Мб₁	Ма₁	МТ	Л₅
Saposhnikovia divaricata		sol		sol	sol	sol	sol		sol					
Saussurea salicifolia	sol-gr	sol		sol		sol-gr	sol-gr		sol			1		
Saxifraga spinulosa		r												
Scabiosa comosa s. l.				sol				r					1	
Schizonepeta multifida		sol	sol	sol	sol	sol	sol	sol	sol					
Scorzonera radiata								sol						
Scutellaria scordifolia												+	1	
Sedum aizoon			sol		sol					sol				sol-gr
S. pallescens		sol												
Serratula komarovii			sol		sol						2			
Silene jeniseensis					sol	r								
Stellera chamaejasme		sol	sol		sol									
Taraxacum sinicum		sol	sol				sol			sol				
Thalictrum foetidum	sp	sol		sol										
Th. petaloideum									sol-sp					
Th. squarrosum	sp	sol		r	sol	sol		sp	sol	sol				
Thermopsis lanceolata				sol	sol				sol					
Trifolium lupinaster s. l.			cop$_1$											cop$_1$
Veronica incana			sol	sol		sol-gr		sol	sol		sol			
Vicia cracca		sol						sol						
V. multicaulis	sol		sol		sol									
Vincetoxicum sibiricum												2	2	
Viola sp.		sol												
Youngia tenuicaulis			sol		sol		sol							

Примечание. Расшифровка индексов сообществ дана в табл. 1.

никовыми ценозами *Rubia cardifolia.* Из других видов, связанных с кустарниковыми ценозами, отметим *Rhaponticum uniflorum*, *Saposhnikovia divaricata*, *Thalictrum squarrosum*, *Polygonatum sibiricum*, а также прерийный *Stellera chamaejasme.* Но собственно таежных видов и в этом мелкоостровном лесном сообществе нет.

Боровая редина сосны (C_2) с полнотой древостоя около 0.1 характеризуется тем же набором кустарников, но роль *Prunus pedunculata* и *Spiraea aquilegifolia* здесь существенно выше (до 20 % покрытия). В травяном ярусе наряду с *Carex pediformis* господствует и сухоборовой *C. korshinskyi*, больше здесь злаков (особенно обилен *Festuca sibirica*), очень обилен и боровой *Trifolium lupinaster* s. l. Общее число видов в сообществе достигает 42. Лугостепные (*Phlomoides tuberosa*, *Bupleurum scorzonerifolium*, *Leontopodium leontopodioides*, *Galium verum* и др.), боровые (*Stipa sibirica*, *Peucedanum baicalense*, *Orostachys malacophylla*, *Vicia multicaulis* и др.) сочетаются с видами, преимущественно связанными с кустарниковыми ценозами (*Lespedeza juncea*, *Rhaponticum uniflorum*, *Serratula komarovii*, *Chamaerhodos erecta*, *Potentilla acaulis*), а также петрофильно-степными *Androsace incana*, *Youngia tenuicaulis*, *Sedum aizoon.* Но строго дифференциальных видов в этом сообществе нет, по общему составу оно тяготеет к сообществам следующего блока.

Во втором блоке (Л$_2$, C_3, Л$_4$, Л$_3$) представлены очень разные варианты сообществ ранних стадий послелесных сукцессий с участием (мезо)ксерофильных кустарников (особенно лжеминдаля *Prunus pedunculata*). Эти сообщества еще не описывались в Монголии. Все они характеризуются значительным флористическим богатством (от 39 до 51 вида), но состав их весьма различен. В Л$_2$ и C_3 участвуют все те же кустарники, что и в первом блоке, но доля мезоксерофитных намного выше, причем в Л$_2$ господствует таволга, а в C_3 — *Prunus pedunculata* и таволга, и в этом сообществе осталась еще сухая сосна. В Л$_3$ и Л$_4$ кустарниковый ярус резко редуцирован, причем практически исчезают мезофильные кустарники, но появляется *Caragana pygmaea.* Это — типичные опушечные сообщества в комплексе экспозиционной лесостепи (вне участков — рядом редины). В Л$_2$ с доминирующей *Spiraea aquilegifolia* сообщество организуют оба вида осоки — *Cares pediformis* и *C. korshinskyi*, *Stipa baicalensis* и обильное разнотравье, в Л$_3$ и Л$_4$ основную роль в сообществах играют *Tilifolium sibiricum*, 1 из двух видов осоки и большой набор злаков, в том числе *Cleistogenes kitagawae* (вид, более связанный с сухими борами и ксерофильными сообществами абрикоса). В C_3 доминируют лжеминдаль и таволга (доля их примерно равна), но важную роль в травяном покрове играют оба вида осоки, *Festuca sibirica*, *Trifolium sibiricum*, а также *Artemisia messerschmidtiana.* Очень характерно для этих сообществ присутствие большого набора видов, преимущественно связанных с кустарниковыми сообществами или с дауро-маньчжурскими прериями. Таковых около 20 видов, в том числе *Filifolium sibiricum* (нет в Л$_2$), *Lespedeza juncea*, *L. davurica*, *Polygonum angustifolium*, *Rhaponticum uniflorum*, *Serratula komarovii*, *Saussurea salicifolia*, *Saposhnikovia divaricata*, *Thalictrum squarrosum*, *Chamaerhodos erecta*, *Dontostemon integrifolius*, *Astragalus tenuis*, *Cymbaria dahurica*, *Stellera chamaejasme* и др. Часть этих видов — абсолютно дифференциальные во всей серии описаний, причем к подчеркнутым выше следует добавить еще и *Allium bidentatum*, *Cleistogenes kitagawae*, *Patrinia rupestris*, *Peucedanum hystrix* и др.

Третий блок составляют описания C_5 и Т. Это сообщества, в которых кустарниковый ярус образован либо только *Spiraea aquilegifolia* (с участием *Potentilla parvifolia*), либо таволгой с участием караган — *Caragana microphylla*, *C. pygmaea* и единично *Cotoneaster* sp. (*mongolica*?). *Prunus pedunculata* в них нет. В чисто таволговом сообществе C_5 в травяном ярусе господствуют *Carex pediformis* и *Stipa baicalensis.* Видовой состав сообщества беден (27 видов), в нем преобладают лугостепные виды, в том числе *Thalictrum petaloideum*, представленный в этой серии описаний только здесь. В таволгово-карагановом сообществе (Т) в травяном ярусе господствуют 2 вида осоки — *Carex korshinskyi* и *C. pediformis* (меньше!), мелкодерновинные злаки *Agropyron cristatum*, *Stipa krylovii*, *Poa botryoides* и *Cleistogenes squarrosa* (особо обильно!) в сочетании с двумя видами полыни *Artemisia dracunculus* s. l. (очень обильно!) и *A. frigida*, а разнотравье представлено сочетанием луго-степных видов (*Phlomoides tuberosa*, *Potentilla tanacetifolia*, *Schizonepeta multifida* и др.), видов, связанных с кустарниками (*Thalictrum squarrosum*, *Potentilla acaulis*), и петрофитно-степных (*Goniolimon speciosum*) видов, а также ряда сорных видов (*Artemisia macrocephala*, *Axyris amaranthoides*, *Heteropappus hispidus*). Интересно и наличие некоторых боровых по происхождению видов в районе, где боры отсутствуют (*Artemisia commutata*, *Scorsznera radiata*, *Veronica incana*). Общее число видов в сообществе — 29.

Наконец, особый блок составляют сообщества с явным доминированием *Prunus pedunculata* при участии видов рода *Caragana* и *Spiraea aquilegifolia* (иногда единично или даже отсутствует). Это описания $С_4$, $Ма_1$, $Мб_1$, МТ и $Л_5$. Они довольно разнообразны как по составу видов, так и по доминантам травяного яруса. В 4 сообществах при этом в числе доминантов кустарничек *Caryopteris mongolica* ($Ма_1$), высокий полукустарник *Artemisia gmelinii* (МТ), низкий полукустарник *Kochia prostrata* ($С_4$, $Мб_1$). *Caryopteris mongolica* есть и в описании $Л_5$, но в небольшом количестве. Сообщество $Л_5$, лжеминдальник разнотравный, наиболее резко отличается от других тем, что в нем малую роль играют злаки, а доминируют *Lespedeza juncea* и одна из рас *Trifolium lupinaster* s. l. В этом сообществе, вообще, бедный набор видов (23), причем 3 вида — сорные. В кустарниковом ярусе только лжеминдаль и таволга. Кроме *Lespedeza juncea* еще и *Cleistogenes kitagawae*, *Astragalus tenuis*, *Lilium pumilum*, *Rhaponticum uniflorum*, да и *Cymbaria dahurica* можно считать здесь связанными с кустарниками. С ними сочетаются сухостепные (*Agropyron cristatum* s. l., *Artemisia frigida* и др.) и немногие лугостепные виды (*Artemisia laciniata*, *Allium leucocephalum*, *Potentilla tanacetifolia* и др.). Несмотря на то что склон, на котором обитает сообщество, очень каменист, петрофитных видов, кроме *Sedum aizoon*, здесь нет. Возможно, что сообщество сильно нарушено в недавнее время. Оно очень похоже на сообщество 8, описанное Р. В. Камелиным (2004) из Южного Хэнтэя, но роль *Caryopteris mongolica* здесь ниже и нет *Stipa grandis* и вообще ни одного вида ковыля. Остальные 4 сообщества, напротив, характеризуются высокой ролью ковылей. В $Ма_1$ и $Мб_1$ это *Stipa krylovii* (а в $Ма_1$ еще и *S. baicalensis*), в сообществах $С_4$ и МТ — *Stipa baicalensis* (в $С_4$ вместе с очень обильным *S. sibirica*). Сообщество $С_4$ — лжеминдальник злаковый, отличается простым кустарниковым ярусом с полным господством *Prunus pedunculata*, в травяном ярусе господствуют *Stipa sibirica*, *S. baicalensis*, *Agropyron cristatum* s. l., менее обильно — *Festuca sibirica*, *Koeleria cristata* s. l., *Cleistogenes squarrosa*, а также обильный *Kochia prostrate*, реже встречаются 3 вида полыни — *Artemisia messerschmidtiana*, *A. commutata* и *A. scoparia*. Есть здесь и ряд шибляково-кустарниковых видов — *Lespedeza davurica*, *L. juncea*, *Haplophyllum dahuricum*, *Lilium pumilum*, *Polygonatum sibiricum*, *Rhaponticum uniflorum*, *Thalictrum squarrosum*, *Dontostemon integrifolius*, *Chamaerhodos erecta*, некоторые боровые элементы (*Polygala sibirica*, *Patrinia sibirica*), некоторые лугостепные виды (*Allium leucocephalum*, *Taraxacum sinicum*). Сообщество $Мб_1$ — лжеминдальник псаммофитно-ковыльно-прутняковый, отличается наряду с господством в кустарниковом ярусе *Prunus pedunculata* участием *Caragana pygmaea*, *C. microphylla* и *Ribes pulchellum* при отсутствии *Spiraea aquilegifolia*, а в травяном ярусе — господством *Stipa kry-*

lovii, *Bromus korotkiji* (дифференциальный вид) и *Kochia prostrata*. Своеобразие сообщества явно связано с песчаными наносами, причем, кроме доминантов, это проявляется в присутствии *Allium anisopodium*, *A. prostratum* (дифференциальный), *Artemisia palustris* (дифференциальный), *Salsola pestifera*, а вероятно и *Festuca dahurica*, *Hedysarum chalchorum*, *Rheum undulatum*, в обилии *Potentilla acaulis*, *Serratula komarovii*. Очень важно наличие в ценозе и *Iris dichotoma*, *Asparagus dahuricus*, *Ephedra sinica*. Сообщество МТ — лжеминдальник (гмелино)полынно-ковыльный, отличается господством в кустарниковом ярусе *Prunus pedunculata* при участии видов *Caragana* и *Spiraea aquilegifolia*, а в травяном покрове *Stipa baicalensis*, *Cleistogenes squarrosa*, *Artemisia frigida*, при участии *Androsace incana*, *Haplophyllum davuricum*, *Vincetoxicum sibiricum*, *Scabiosa comosa*. В то же время в сообществе видную роль играет и высокий полукустарник *Artemisia gmelinii*, тяготеющий к кустам *Prunus pedunculata*. К кустам же тяготеют *Scutellaria scordifolia*, *Sedum aizoon*, однолетники *Amethystea caerulea*, *Chamaerhodos erecta*. Видовой состав сообщества беден (24 вида), причем 2 вида — сорные. Сообщество Ма$_1$ — лжеминдальник мелкозлаково-ковыльный, более близко к МТ (16 общих видов), но богаче его (35 видов). В нем важную роль играет кустарничек *Caryopteris mongolica* (до 5 % покрытия), доминирует синузия мелкодерновинных злаков — *Stipa krylovii*, *Agropyron cristatum*, *Koeleria cristata*, *Cleistogenes squarrosa*, а также *Stipa baicalensis* и *Helictotrichon dahuricum*. Полыни — *Artemisia gmelinii* и *A. frigida* — играют здесь очень незначительную роль, в то время как возрастает значение *Haplophyllum davuricum*, *Androsace incana*, *Vincetoxicum sibiricum*, появляются *Saussurea salicifolia*, *Pulsatilla flavescens*, *Ptilotrichon davuricum*, а из однолетников особо обильны *Amethystea caerulea* и *Dontostemon integrifolius*.

Есть несколько важных особенностей состава сообществ *Prunus pedunculata*, описанных в данной работе. Они в общем значительно беднее сообществ блока ранних стадий сукцессий в послеборовых сменах. В них нет видов осок, нет *Poa botryoides*, а иногда и самого верного вида других сообществ лжеминдаля — *Stipa sibirica* (МТ, Ма$_1$), нет *Filifolium sibiricum*, *Polygonum angustifolium*, *Saposhnikovia divaricata*, *Leontopodium leontopodioides*, по большей части нет даже *Thalictrum squarrosum*, *Potentilla tanacetifolia*, *Bupleurum scorzonerifolium*. В них нет *Festuca sibirica* (кроме С$_4$), *Galium verum* (кроме Мб$_1$), *Phlomoides tuberosa*, *Schizonepeta multifida* и ряда других лугостепных видов. В то же время в них больше роль сухостепных злаков и полукустарников, нередко в кустарниковом ярусе и развитие степных караган, эфедры китайской. По всем этим признакам сообщества лжеминдаля черешкового в данной серии описаний ближе к сообществам степных кустарников. В то же время они лишь частично сходны с сообществами, где доминирует таволга водосборолистная, тоже довольно бедными. В последних выше доля лугостепных и боровых видов, а также осоки стоповидной (также вид лугостепной и отчасти боровой и березняковый). Важнее же всего — резкие отличия ценозов лжеминдаля от собственно боровых ценозов данного региона. Они свидетельствуют об очень давнем расхождении сукцессионной системы боров на южном пределе их ареала и кустарниковых ценозов, более тесно связанных со степями Халхи.

Рассмотрим в этой связи более детально структуру этих сообществ. На полигонах с сериями древесных и кустарниковых сообществ небольшие по площади (около 1 га) островки лесных насаждений значительно различаются по основным таксационным характеристикам (табл. 3). Сосново-лиственничное зеленомошное насаждение (Л$_1$) представляет собой остаточную после давних выборочных рубок редину с мозаично расположенными группами деревьев в возрасте 80—100 лет с полнотой 0.2. Древостой сосняка осоково-зеленомошного (С$_1$) со средней сом-

ТАБЛИЦА 3

Биометрические показатели древесных и кустарниковых сообществ в лесостепной зоне Монголии

Виды растений	Численность, экз./га	Средняя особь					Сообщество	
		высота, м	диаметр, м	площадь проекции кроны, м^2	объем, м^3	сухая надземная фитомасса, кг	фитомасса, т/га	сомкнутость крон, %
Таволгово-лжеминдальное (гмелино)полынно-ковыльное (МТ)								
Лжеминдаль	1380	0.94	1.18	1.205	1.304	0.851	1.174	16.6
Таволга	800	0.65	0.89	0.677	0.478	0.291	0.233	5.4
Итого	2180						1.407	22.0
Сосново-лиственничное зеленомошное (Л$_1$)								
Лиственница	190	13	0.21	8.450	—	159	30.210	16.0
Сосна	30	14	0.30	12.560	—	371	11.130	3.8
Кизильник	175	—	—	2.587	—	4.596	0.804	4.5
Курильский чай	450	—	—	0.396	—	0.154	0.069	1.8
Смородина	450	—	—	0.550	—	0.473	0.213	2.5
Таволга	250	—	—	0.265	—	0.124	0.031	0.7
Итого	1545	—	—	—	—	—	42.457	29.3
Лжеминдально-курильскочаево-таволговое ковыльно-осоковое (Л$_2$)								
Лжеминдаль	750	0.75	0.59	0.327	0.289	0.173	0.130	2.4
Кизильник	75	1.64	1.66	2.587	5.310	4.596	0.345	1.9
Курильский чай	1300	0.50	0.59	0.396	0.257	0.154	0.200	5.1
Смородина	100	1.29	0.82	0.550	0.758	0.473	0.047	0.6
Таволга	8225	0.59	0.50	0.265	0.208	0.124	1.020	21.7
Итого	10450	—	—	—	—	—	1.742	31.7
Лжеминдально-таволговое разнотравно-осоково-злаковое (Л$_3$)								
Лжеминдаль	850	0.55	0.52	0.259	0.187	0.111	0.094	2.2
Таволга	1600	0.50	0.51	0.219	0.121	0.071	0.114	3.5
Итого	2450	—	—	—	—	—	0.208	5.7
Лжеминдально-таволговое злаково-осоковое (Л$_4$)								
Лжеминдаль	830	0.67	0.72	0.502	0.418	0.253	0.210	4.2
Таволга	3150	0.43	0.40	0.146	0.075	0.044	0.139	4.6
Итого	3980	—	—	—	—	—	0.349	8.8
Таволгово-лжеминдальное разнотравно-леспедециевое (Л$_5$)								
Лжеминдаль	3900	0.70	0.83	0.593	0.482	0.294	1.147	23.1
Таволга	1900	0.64	0.74	0.471	0.334	0.201	0.382	8.9
Итого	5800	—	—	—	—	—	1.529	32.0
Сосновое осоково-зеленомошное (С$_1$)								
Сосна	1900	9	0.12	3.157	—	46.040	87.479	60.0
Кизильник	245	—	—	2.587	—	4.596	1.126	6.3
Курильский чай	190	—	—	0.396	—	0.154	0.029	0.8
Смородина	750	—	—	0.550	—	0.473	0.355	4.1
Таволга	180	—	—	0.442	—	0.222	0.040	0.8
Итого	3265	—	—	—	—	—	89.026	72.0

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Виды растений	Численность, экз./га	Средняя особь					Сообщество	
		высота, м	диаметр, м	площадь проекции кроны, м^2	объем, м^3	сухая надземная фитомасса, кг	фитомасса, т/га	сомкнутость крон, %
Сосновое редкостойное лжеминдально-таволговое овсяницево-осоковое (C_2)								
Сосна	160	11	0.16	6.511	—	86.720	13.875	10.4
Лжеминдаль	700	1.10	1.16	1.240	1.558	1.038	0.727	8.7
Кизильник	50	—	—	2.587	—	4.596	0.230	1.3
Курильский чай	20	—	—	0.396	—	0.154	0.003	0.1
Смородина	80	—	—	0.550	—	0.473	0.038	0.4
Таволга	2700	—	—	0.442	—	0.222	0.599	11.9
Итого	3710	—	—	—	—	—	15.472	32.8
Лжеминдально-таволговое пижмово-полынно-осоковое (C_3)								
Сосна	16	9	14	10.120	—	64.340	1.029	1.6
Лжеминдаль	900	1.09	1.26	1.548	2.180	1.524	1.372	13.9
Кизильник	20	—	—	2.587	—	4.596	0.092	0.5
Курильский чай	20	—	—	0.396	—	0.154	0.003	0.1
Смородина	50	—	—	0.550	—	0.473	0.024	0.3
Таволга	3250	—	—	0.442	—	0.222	0.722	14.4
Итого	4256	—	—	—	—	—	3.242	30.8
Таволгово-лжеминдальное злаковое (C_4)*								
Лжеминдаль	1400	—	—	1.548*	—	1.542*	2.167*	21.7
Таволга	1300	—	—	0.442	—	0.222	0.289	5.7
Итого	2700	—	—	—	—	—	2.456	27.4
Таволговое ковыльно-осоковое (C_5)								
Курильский чай	200	—	—	0.396	—	0.154	0.031	0.8
Таволга	8000	0.69	0.68	0.442	0.368	0.222	1.776	35.4
Итого	8200	—	—	—	—	—	1.807	36.2
Лжеминдальное разнотравно-злаковое ($M_{а}1$)								
Лжеминдаль	2575	0.45	0.68	0.429	0.234	0.140	0.360	11.0
Лжеминдальное псаммофитно-ковыльно-прутняковое ($M_{б}1$)								
Лжеминдаль	450	0.92	1.64	2.318	2.370	1.681	0.756	10.4
Таволгово-карагановое злаково-осоковое (Т)								
Таволга	2450	0.50	0.56	0.285	0.151	0.089	0.218	7.0

Примечание. В таволгово-лжеминдальном злаковом сообществе таксацию не проводили; цифры, отмеченные звездочкой, намного завышены.

кнутостью крон 0.6 сложен двумя возрастными генерациями: немногочисленными. достигшими возраста спелости, материнскими особями (10 % общего количества деревьев) и сильно дифференцированными по классам Крафта группами жердняка, местами с полнотой до 0.9.

В отличие от древесного яруса подлесок под этими насаждениями сходен как по видовому составу, так и по качественной структуре популяций кустарников (табл. 3). В обоих сообществах подавляющую и равную долю от общей фитомассы кустарников (72 и 73 % соответственно в $Л_1$ и $С_1$) занимает кизильник черноплодный *Cotoneaster neo-popovii* (из группы видов, близких к *C. melanocarpa* s. str.). Второе место, также с примерно равным долевым участием по массе (19 и 23 %), принадлежит смородине красивой *Ribes pulchellum.* Курильский чай и таволга водосборолистная занимают в древесных насаждениях опушки и прогалины. Поэтому их участие в формировании фитомассы кустарников ничтожно мало — от 2 до 6 %.

В примыкающем к сосново-лиственничной редине лжеминдально-курильско-чаево-таволговом сообществе ($Л_2$) в значительном количестве появляется лжеминдаль черешковый (табл. 3). Господствующую позицию здесь заняла таволга — 79 % общей численности кустарников и 58 % их фитомассы. Большая густота таволги (8225 экз./га) обусловлена характером местообитания. Участок расположен во влажной пологонаклонной лощине в пределах неглубокой межсклоновой впадины. В сравнении с подлеском хвойной редины ($Л_1$) в данном сообществе заметно уменьшились численность и надземная фитомасса кизильника (в 2.3 раза) и смородины (в 4.5 раза).

Аналогичные и более контрастные изменения в строении кустарникового яруса наблюдались в смежных сосновых насаждениях при понижении полноты древостоев с 0.6 ($С_1$) до 0.1 ($С_2$). Под сосновой рединой подлесок представляет собой заросли с проективным покрытием более 20 % из таволги и лжеминдаля, который отсутствовал в среднеполнотном сосняке. Численность и фитоценотические позиции кизильника и особенно смородины резко упали (табл. 3). На этом же склоне на участке без древесного полога ($С_3$) подобная направленность сукцесионного процесса еще более выражена. Лжеминдаль занял господствующее положение по интегральной характеристике сообщества — продукции надземной фитомассы (52 % от суммарной). Выросла численность вегетативно подвижной таволги. В сукцессионном ряду $С_1$—$С_2$—$С_3$ экспоненциальная динамика фитоценотических показателей популяций кизильника и смородины в кустарниковых сообществах свидетельствует о выпаде этих видов при выходе из-под древесного полога. Действительно, в рассматриваемых сериях древесно-кустарниковых сообществ на территории, характеризуемой в этой работе, на открытых склонах разных экспозиций ($Л_3$—$Л_5$, $С_4$, $С_5$) кизильник и смородина отсутствуют. Не встречаются они также и в других местообитаниях, удаленных от лесных насаждений (МТ, $Ма_1$, $Мб_1$, Т) (табл. 3). Однако в Даурии смородина вместе с сибирским абрикосом на безлесных склонах есть.

В экспозиционных вариантах в строении кустарниковых сообществ из лжеминдаля и таволги также выявлена определенная закономерность. Она проявляется в изменении долевого участия популяций видов по численности особей и надземной фитомассе в зависимости от экспозиции склонов. На пологих склонах теневых экспозиций развиваются чистые заросли таволги (Т, $С_5$) (табл. 1 и 3). В смешанных сообществах по численности особей лжеминдаль превосходит таволгу только в секторе Ю—ЮЗ экспозиции ($С_4$, МТ, $Л_5$) (рис. 3, *А*). Экспозиционный сектор, в котором у миндаля выше величина надземной фитомассы, намного шире и включает склоны экспозиций В—Ю—З (рис. 3, *Б*).

Выявленные закономерности пространственного и временного размещения кустарников во многом определяются гидротермическими режимами экотопов. Лесные местообитания, лишенные древесного полога, в ходе развития сукцессионных процессов хронически и прогрессивно иссушаются. Степень аридизации почвогрунтов напрямую зависит от солярно-орографических факторов. В этой связи

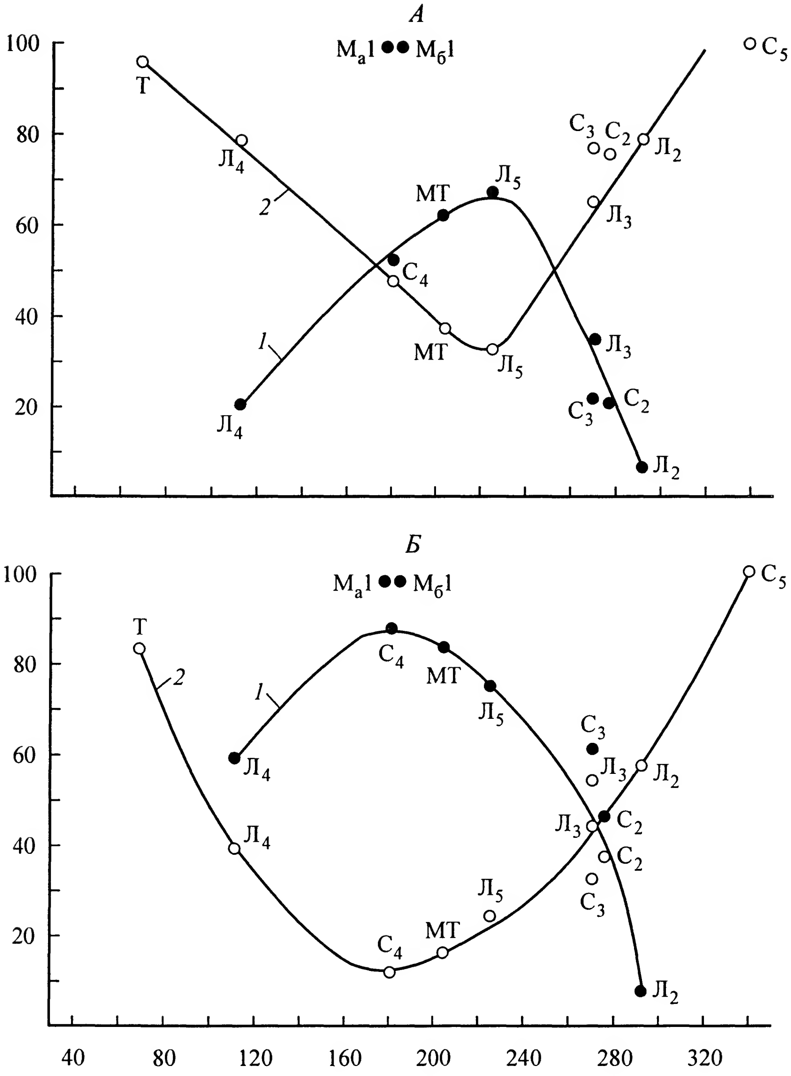

Рис. 3. Соотношение численности (*А*) и надземной фитомассы (*Б*) *Prunus pedunculata* (*1*) и *Spiraea aquilegifolia* (*2*) в кустарниковых сообществах в зависимости от экспозиции экотопов.

Расшифровка индексов сообществ дана в табл. 1. По осям абсцисс — экспозиция склона, °. По осям ординат: на *А* — численность, % общей численности кустарников; на *Б* — сухая фитомасса, % общей фитомассы кустарников.

экотопическую приуроченность и временные изменения в строении кустарниковых сообществ следует рассматривать с точки зрения ксерофитизма составляющих их видов. Уровень ксерофитизма характеризуется широким комплексом морфологических, анатомических и функциональных признаков. Из этого комплекса наиболее объективно реакцию растений на дефицит влаги, избыток тепла и солнечной радиации, равно как и на весь природный градиент этих факторов, отражают показатели основных физиологических процессов — водообмена и фотосинтеза.

В Монголии из перечисленных во вводном разделе кустарников в полевых условиях детально изучена физиология только *Dasiphora fruticosa* (возможно, *Potentilla parvifolia*?) (Степи..., 1986; Слемнев, 1996). В сравнении с другими видами степей Восточного Хангая курильский чай отличается низкими величинами оптимальной температуры (15—20 °С) и теплоустойчивости фотосинтеза и высокими значениями холодостойкости и светоустойчивости процесса. *D. fruticosa* свойственна невысокая степень засухоустойчивости. По совокупности показателей водного режима ассимилирующих органов в исследованной экосистеме (луговая богаторазнотравная байкальскоковыльная степь) вид тяготеет к группе ксеромезофитов. Исходя из эколого-физиологической характеристики, становится понятной приуроченность этого вегетативно подвижного кустарника в низкогорьях к склонам северного сектора. На пологих склонах и шлейфах отрогов гор формируются густые и практически чистые заросли его с проективным покрытием крон до 60—80 % и с надземной фитомассой до 2—3 т/га (рис. 1: $К_а$, $К_б$). В соответствии со своими экологическими свойствами в среднегорьях (1700 м над ур. м.) курильский чай уже занимает равнинные местообитания, а в высокогорьях (свыше 2300 м над ур. м.) предпочитает склоны южной экспозиции.

Не имея данных по эколого-физиологической характеристике других видов кустарников, по аналогии экотопической приуроченности курильского чая элиминацию кизильника и смородины можно интерпретировать их низкой засухо-, тепло- и светоустойчивостью. Это объясняет их отсутствие в сообществах на открытых местообитаниях. С другой стороны, даже единичное участие этих типичных видов подлеска может свидетельствовать об относительной молодости сукцессионного процесса в данном регионе.

В отношении таволги и лжеминдаля очевидно, что в иерархических рядах по термостойкости, засухоустойчивости и светолюбию оба вида занимают более высокое положение, чем степной курильский чай (а тем более настоящий крупнолистный) и кизильник со смородиной. В этой же иерархии лжеминдаль наиболее устойчив к дефициту влаги и избытку тепла. Подтверждением тому является характер строения кустарниковых сообществ южнее границы бореальных лесов, уже в полосе сухих степей. Здесь на южных склонах таких же по высоте гор обитают чистые лжеминдальники ($М_а1$, $М_б1$) без примеси таволги (табл. 3). Восточные, западные и северные склоны этих гор заняты смешанными кустарниковыми сообществами из таволги и лжеминдаля. Заметим, что на исследованных полигонах в пределах бореального пояса на горных склонах северных экспозиций лжеминдаль не обнаружен. В этом поясе на гребнях северных склонов он описан нами только в мелкосопочнике (859 м над ур. м.) в долине р. Хара, где явно суше (рис. 1; табл. 1: полигон МТ). Еще севернее в бассейне р. Селенги в поясе сосновых лесов на высоте 900—1000 м открытые южные склоны занимают чистые заросли таволги без миндаля. Однако в подобных, но сильно опесчаненных или каменистых местообитаниях, миндаль вновь появляется на территории Бурятии, где он считается редким и исчезающим видом (Дерюгина, Иванова, 1985).

В отличие от особенностей пространственного распределения лжеминдаля и таволги по относительным значениям численности и фитомассы популяций (рис. 3) изменение абсолютных величин показателей на склонах разных экспозиций и крутизны подобной универсальной (для всех вариантов кустарниковых сообществ) закономерности не подчиняется (рис. 4). Это связано с тем, что численность и фитомасса кустарников в чистых и смешанных сообществах определяется еще и многими факторами другой природы — составом зональных сообществ, окружающих лесные массивы, биологией видов (скорость роста, способность к семенному и вегетативному размножению), начальными фазами и давностью (стадией) сукцессионного процесса и возрастным состоянием популяций, физико-химическими и литологическими свойствами почвогрунтов, степенью нарушенности экосистем и, наконец, конкурентными отношениями. Последние ярко иллюстрируют-

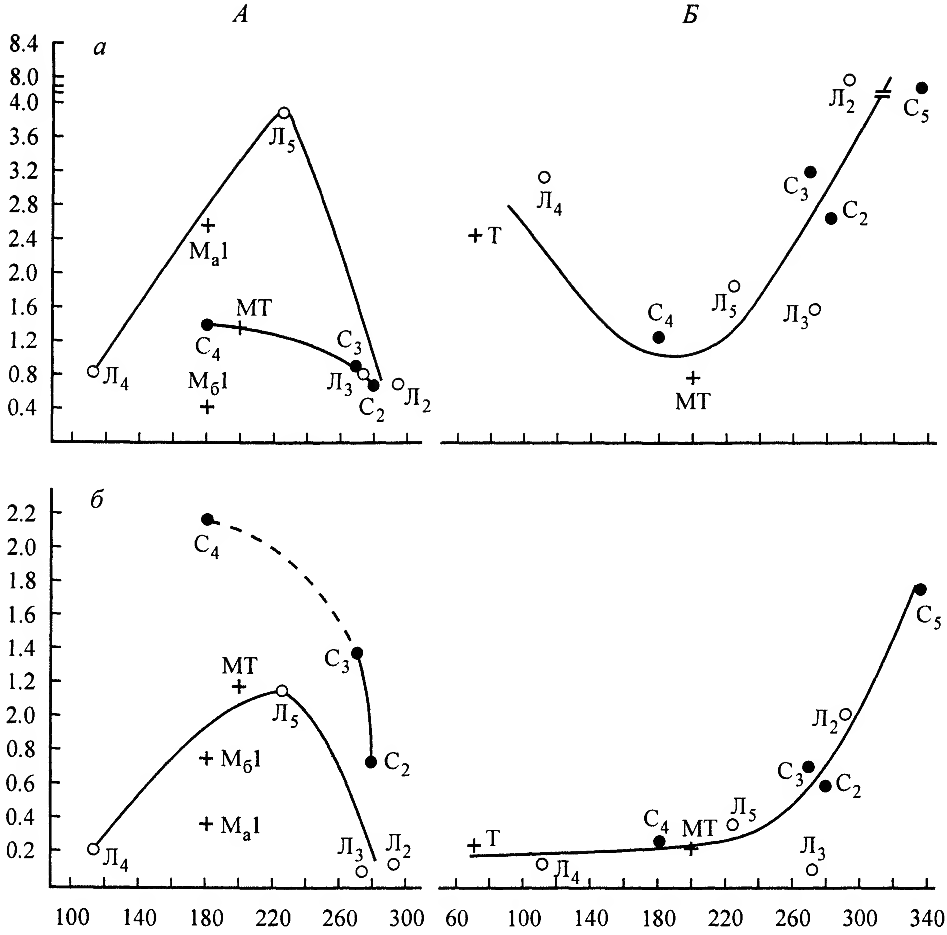

Рис. 4. Численность особей и надземная фитомасса у *Prunus pedunculata* (*А*) и *Spiraea aquilegifolia* (*Б*) в кустарниковых сообществах на склонах разных экспозиций.

Расшифровка индексов сообществ дана в табл. 1. По осям абсцисс — экспозиция склона, °. По осям ординат: *а* — численность, тыс. экз./га; *б* — фитомасса, т/га.

ся двухвершинным распределением лжеминдаля по диаметру кроны в сообществе Л$_2$ (рис. 5, *А*), где вегетативно подвижная таволга в своих благоприятных условиях (8225 экз./га) буквально «разрывает» крупные особи кустарника на парциальные кусты.

Опосредованно меру влияния перечисленных факторов можно выявить путем анализа характера временных и пространственных вариаций численности и фитомассы у разных популяций лжеминдаля (табл. 2; рис. 4, *А*). На начальной фазе сукцессионного процесса в серии смежных сообществ, сменяющих сосновый лес, под рединой (С$_2$) развивается популяция лжеминдаля нормального типа (рис. 5, *А*) численностью 700 экз./га. В соседнем сообществе (С$_3$) в благоприятной после сведения леса экологической обстановке на скалах продолжается интенсивный рост лжеминдаля. Высота отдельных особей достигает 2 м и более, диаметр кроны — 3.5 м. Вместе с этим начинается естественный и принудительный (вытаптывание животными) распад крупных вегетативных клонов на пространственно разобщенные парциальные кусты. При этом численность особей увеличивает-

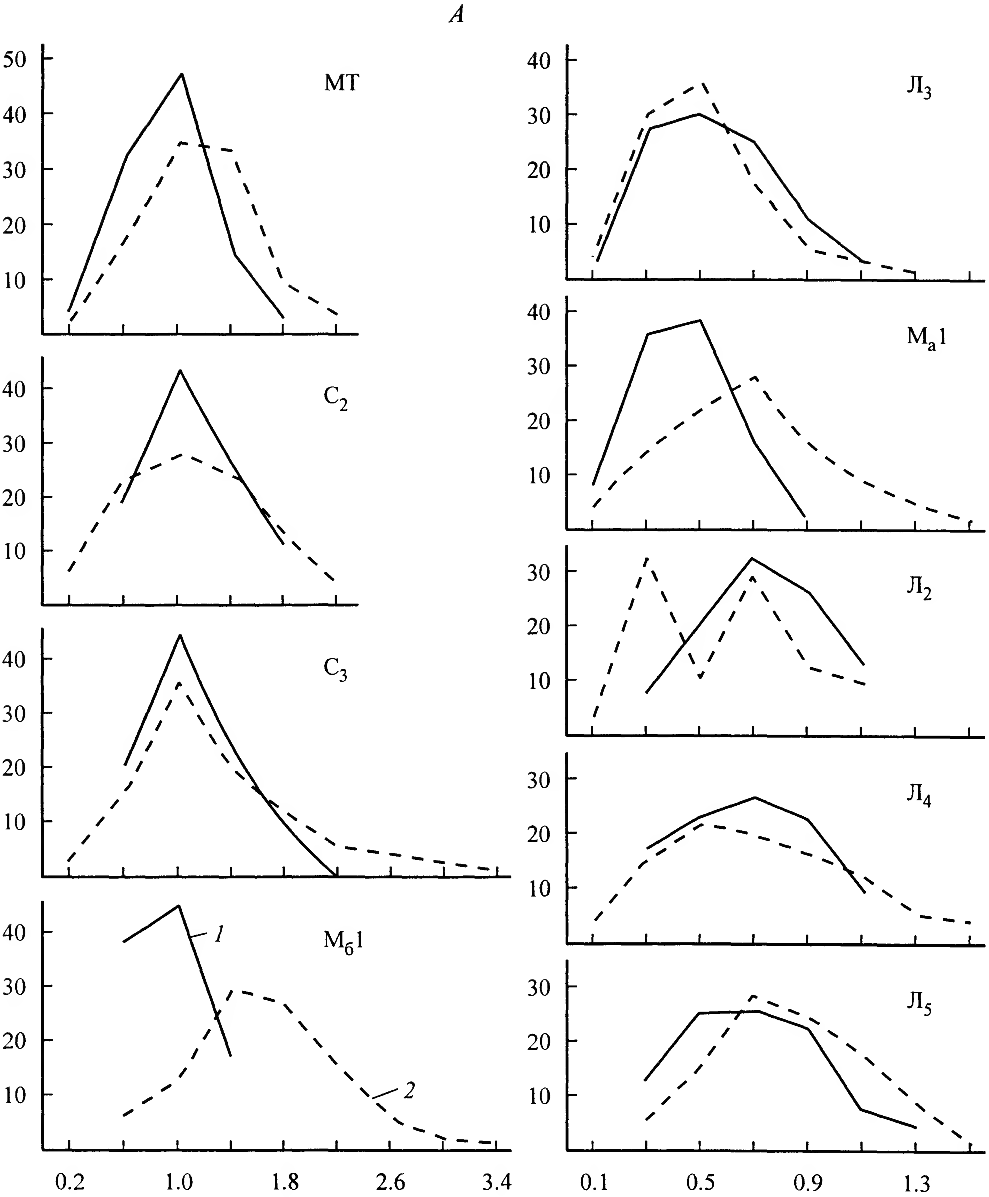

Рис. 5. Распределение особей *Prunus pedunculata* (*А*) и *Spiraea aquilegifolia* (*Б*) по разрядам высоты (*1* — сплошная линия) и диаметра кроны (*2* — пунктирная линия) в кустарниковых сообществах.

Расшифровка индексов сообществ дана в табл. 1. По осям абсцисс — высота и диаметр, м; по осям ординат — численность, % от общего количества особей на пробной площади.

ся до 900 экз./га и популяция явно омолаживается. Кривые распределения особей по разрядам диаметра и высоты приобретают левосторонний вид (рис. 5, *А*). На склоне южной экспозиции в таволгово-лжеминдальном ковыльном сообществе (C_5) численность лжеминдаля выросла до 1400 экз./га. Это увеличение, по-видимому, также обусловлено партикуляцией. Возможность семенного возобновления в данных условиях представляется нам маловероятной. Следует полагать, что условия увлажнения, благоприятные для возобновления лжеминдаля

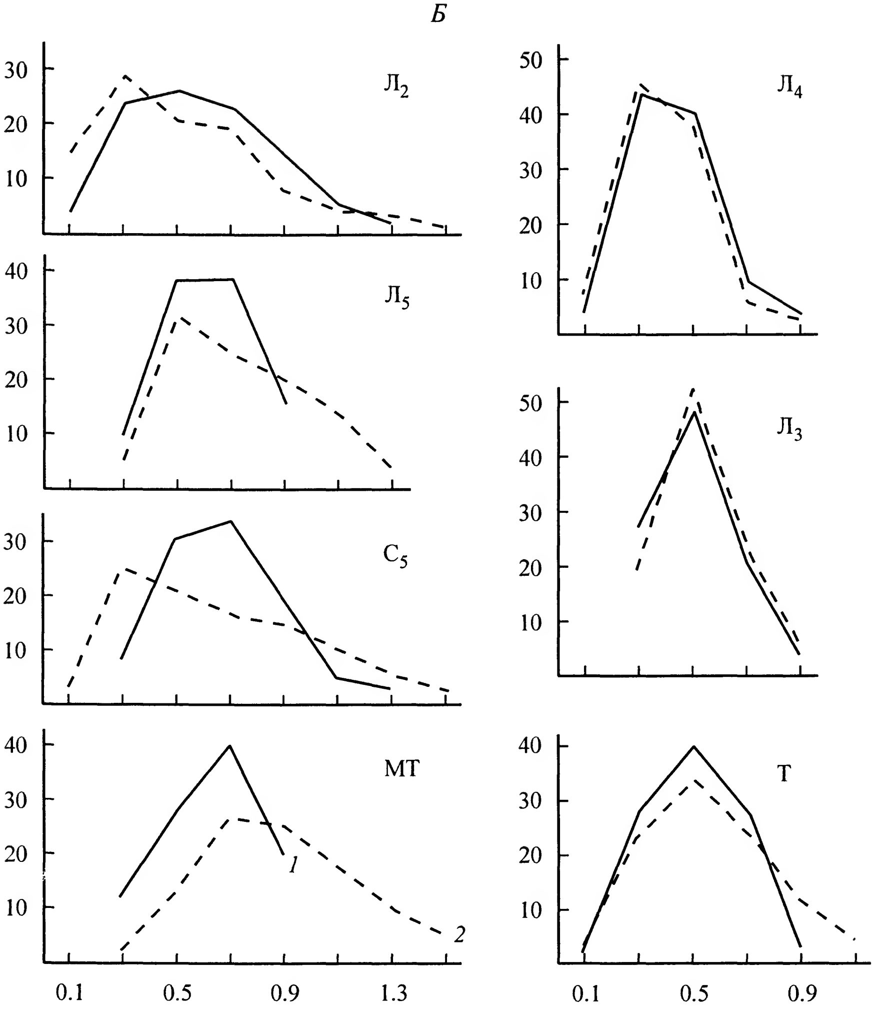

Рис. 5 (*продолжение*).

на южном склоне, были бы еще более благоприятными для семенного возобновления хвойных и мелколиственных древесных пород на склонах иных ориентаций.

Процесс партикуляции отчетливо выражен на участках давних смен, подверженных интенсивному выпасу. На сильно деградированном южном склоне высокой сопки в лжеминдальном разнотравно-злаковом сообществе (Ма$_1$) численность кустарника составляет 2575 экз./га (табл. 3). Популяция примерно на 40 % представлена мелкими особями высотой до 30 см и диаметром кроны до 40—50 см (рис. 5, *А*), которые по габитусу выглядят, как подрост семенного (или вегетативного) происхождения. На самом деле при раскопке было обнаружено, что они растут от неглубоко погребенных и укорененных мощных горизонтальных ксилоподиев (или корней?) толщиной 3—5 см.

Подобная биометрическая структура свойственна и экспозиционным вариантам смешанных кустарниковых сообществ (Л$_3$, Л$_4$) в окрестностях сосново-лиственничной редины Л$_1$ (рис. 5, *А*). Средняя фитомасса в них на порядок меньше, чем в сообществах на первых этапах сукцессионного процесса (C_3) при сходной численности особей в популяциях (табл. 3; рис. 4, *А*).

К долго длящемуся сукцессионному ряду относятся также заповедное, таволгово-лжеминдальное разнотравное сообщество (МТ) в полосе отчуждения вдоль железной дороги и лжеминдальное ковыльное ($Мб_1$) в государственном заповеднике. В первом из них распад старых сенильных кустов идет естественным путем. Поэтому здесь сформировалась нормальная полночленная популяция лжеминдаля с численностью особей 1380 экз./га, как в таволгово-лжеминдальном злаковом сообществе C_4, с большой массой опада и отпада (табл. 3; рис. 4, *А*). В чистом лжеминдальнике на глубокой песчаной почве ($Мб_1$) самая низкая среди исследованных сообществ численность особей — 400 экз./га. Однако это наиболее мощно развитая популяция по ростовым показателям. При незначительных колебаниях высоты диаметр кустов варьирует от 0.6 до 3.6 м и в среднем составляет 1.64 м (рис. 5, *А*). Соответственно здесь наибольшая масса средней особи (табл. 3).

На примере временных сукцессионных рядов на южных склонах гор видно, что на последующих этапах сукцессионного процесса при заповедывании происходит только незначительное увеличение численности особей, снижение темпов роста популяций лжеминдаля и продукции надземной фитомассы. При интенсивной пастбищной нагрузке увеличивается численность популяций и на порядок уменьшаются объемные размеры особей и продуктивность.

Если для лжеминдаля связь абсолютных значений численности и фитомассы с экспозицией склонов хорошо выражена и индивидуальна для серий сообществ, находящихся на разных стадиях сукцессионного процесса, то для таволги она прослеживается для всей совокупности популяций (рис. 4, *Б*). Чистые и смешанные сообщества с максимальными величинами численности кустов ($Л_2$ — 8225, C_5 — 8000 экз./га) обитают на пологих склонах сектора экспозиций З—С. На таких же склонах более холодного сектора экспозиций В—С численность особей намного меньше ($Л_4$ — 3150, Т — 2450 экз./га). На крутых склонах минимальные величины показателя свойственны местообитаниям южной экспозиции (C_4 — 1300, МТ — 800 экз./га), а максимальные — западной (C_2 — 2700, C_3 —3250 экз./га). Динамика надземной фитомассы таволги в связи с экспозицией склонов имеет экспоненциальную форму (рис. 4, *Б*). Наибольшая фитомасса формируется в сообществах с максимальным количеством особей ($Л_2$, C_5). Причем при сходной численности ее величина в чистом таволжнике (C_5 — 1.8 т/га) почти вдвое выше, чем в смешанных кустарниковых зарослях ($Л_2$ — 1 т/га). По биометрической структуре в первом из них больше особей крупного размера и соответственно выше масса средней модели (табл. 3; рис. 5, *Б*). В заповедном участке (МТ) и в сообществах со слабой пастбищной нагрузкой (C_5, $Л_5$, $Л_2$) кривые распределения особей по классам диаметра сдвинуты влево. В популяциях преобладают молодые вегетативные вместе с разновозрастными материнскими особями. В сообществах в районе интенсивного выпаса (Т, $Л_3$, $Л_4$) ряды распределения имеют нормальный вид с узким диапазоном варьирования высоты и диаметра. В этих местообитаниях длительно равновесная структура популяций таволги регулируется за счет постоянного поедания и отрастания поросли и формирования животными габитуса кустов. Поэтому, несмотря на довольно высокую численность кустов, продуктивность таких сообществ очень низка (табл. 3; рис. 4, *Б*).

Флористический состав в исследованных древесных и кустарниковых сообществах варьирует от 23 до 51 вида (табл. 4). В экспозиционной серии сообществ минимальное число видов (23) с низким проективным покрытием травяного покрова (ПП — 25 %) произрастает в густых зарослях таволги и лжеминдаля ($Л_5$) на

ТАБЛИЦА 4

Распределение видов растений по жизненным формам в древесных и кустарниковых сообществах лесостепной зоны в Монголии

Жизненные формы	МТ	$Л_1$	$Л_2$	$Л_3$	$Л_4$	$Л_5$	$С_1$
Деревья	—	2	—	—	—	—	1
Кустарники, кустарнички и полукустарники	8	4	5	6	4	4	7
Злаки и осоки	3	6	7	8	9	4	2
Разнотравье	13	16	27	31	35	15	28
Итого	24	28	39	45	48	23	38

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Жизненные формы	$С_2$	$С_3$	$С_4$	$С_5$	$Ма_1$	$Мб_1$	Т
Деревья	1	1	—	—	—	—	—
Кустарники, кустарнички и полукустарники	6	6	3	2	8	6	4
Злаки и осоки	7	9	6	2	7	6	7
Разнотравье	28	35	23	23	20	20	18
Итого	42	51	32	27	35	32	29

Примечание. Расшифровка индексов сообществ дана в табл. 1.

склоне южной экспозиции. Небольшое количество видов (28) обитает в сосново-лиственничной редине ($Л_1$), где ПП напочвенного покрова достигает 50 %. Набор видов намного увеличивается (39) в густых сложнокустарниковых зарослях в пологонаклонном логу ($Л_2$) с ПП трав 50 %. Наиболее богатый флористический состав зарегистрирован на западном и восточном склонах гребня горы ($Л_3$ и $Л_4$). Между мелким и редким по ПП кустарниковым пологом насчитывается соответственно 45 и 48 видов растений с ПП трав 40 и 45 %.

В следующей серии на первых этапах кустарниковых смен на склонах одной экспозиции число видов в сосновой редине ($С_2$ — 42) и на открытом местообитании ($С_3$ — 51) больше, чем в сосновом насаждении ($С_1$ — 38). В зарослях таволги и лжеминдаля на южном склоне ($С_4$), а также в густом таволговом сообществе ($С_5$) флористическое разнообразие уменьшается (32 и 27 видов). Проективное покрытие напочвенного покрова в сложнокустарниковых зарослях ($С_2$ и $С_3$) составляет 50 и 55 %, в других сообществах этой серии — 30 %.

Важнейшей информационной характеристикой для интерпретации временных и пространственных аспектов кустарниковых смен является участие в составе травяного покрова видов различной эколого-ценотической приуроченности. Выше этот аспект детально рассмотрен по видовому составу сообществ, он же ярко иллюстрируется статистическими данными.

В сухом сосновом лесу ($С_1$) преобладают виды из групп боровых (39 %) и лугостепных (28 %) растений. Участие видов степной и шибляковой плеяды составляет 26 % (рис. 6, *А*). Под пологом соснового редколесья ($С_2$) доля боровых видов уменьшается вдвое (20 %), настолько же увеличивается участие степных и шибляковых растений (50 %). В смежном сообществе ($С_3$) тенденция снижения и увеличения в травостое перечисленных групп растений сохраняется, а на южном склоне достигает своего минимума и максимума (соответственно 14 и 65 %). В густом таволжнике на теневом склоне ($С_5$) доминируют лугостепные растения. В сравнении

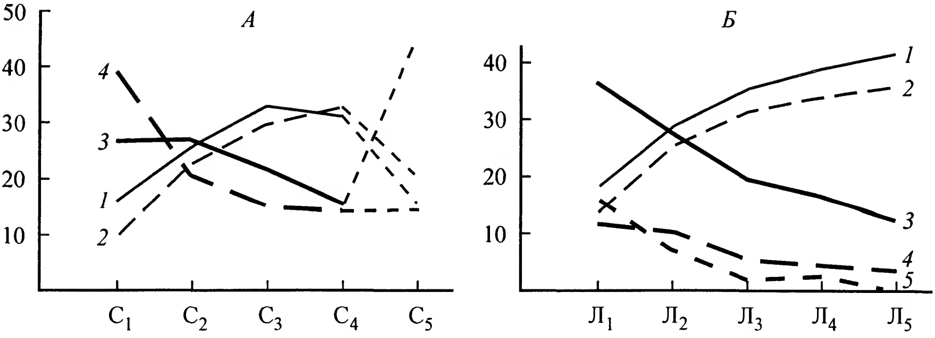

Рис. 6. Распределение видов травяного покрова древесных и кустарниковых сообществ по эколого-ценотическим группам.

1 — сухостепные, степные, прерийные, прерийно-степные; *2* — кустарниково-степные, шибляковые; *3* — луговые, солончаково-луговые, луговостепные; *4* — боровые, белолесные, гарево-боровые; *5* — луговоболотные, луговолесные, лесолуговые. По осям абсцисс — индексы сообществ (расшифровка дана в табл. 1); по осям ординат — количество видов, % общего числа в сообществе.

с южным склоном доля степных и шибляковых видов уменьшается до величин, сходных с таковыми в травяном покрове сосняка осоково-зеленомошного.

Под сосново-лиственничной рединой (Л$_1$) при более благоприятных условиях увлажнения в видовом составе трав превалируют лугостепные растения (36 %) и обитают представители мезофитной луговолесной (16 %) группы (рис. 6, *Б*). В редколесье больше, чем в сосновом бору (С$_1$), степных и шибляковых видов (32 против 26 %) и всего 11 % боровых видов. В экспозиционных вариантах кустарниковых сообществ долевое участие растений разных эколого-ценотических групп увеличивается или уменьшается в направлении экспозиций ЗСЗ (Л$_2$) — ВЮВ (Л$_4$) — З (Л$_3$) — ЮЗ (Л$_5$). В последнем сообществе на долю видов степной и шибляковой групп приходится 78 %, а видов боровой и лугостепной групп — 17 %. Участие сорных или сорничающих растений в обеих сериях сообществ не превышает 5—7 %.

Однако даже по нашим материалам из наиболее южных (халхасско-степных) сообществ лжеминдаля хорошо заметно, что в травяном покрове этих сообществ в отличие от окружающих степей еще встречаются лугостепные и боровые виды. Это же было подчеркнуто Камелиным (2004) для районов еще более южных и восточных участков ценоареала лжеминдаля от южных отрогов Хэнтэя до мелкосопочников по правобережью Керулена, где совершенно отсутствуют в настоящее время боры (и вообще сосна или лиственница). Следовательно, для объяснения различий состава кустарниковых сообществ лжеминдаля и окружающих степных (и кустарниково-степных) сообществ необходимо привлекать не только данные по современной динамике растительности в том или ином регионе, но и свидетельства вековых смен растительного покрова на этой территории, по крайней мере в течение голоцена.

Заключение

В сводках по растительности Монголии (Юнатов, 1950, 1974; Горная..., 1983; Рачковская, 1983; Hilbig, 1990, 1995) сведения о широком распространении кустарниковых сообществ и их строении практически отсутствуют. Нет таких сведений и в сводках по типам лесов Монголии (Леса..., 1978; Линдеман, 1981). Тем более совершенно не описаны и смены лесных фитоценозов в лесостепи Монголии на кустарниковые сообщества. Первые материалы по классификации сообществ *Armeniaca sibirica* и *Prunus pedunculata* были опубликованы Камелиным (1994, 2004), однако детального описания структуры этих сообществ в них не было. Публикуемые ныне материалы, во-первых, свидетельствуют о том, что в некоторых вариантах лесостепных боров и редин развит кустарниковый ярус, в котором кроме ксеромезофильных кустарников могут участвовать и такие мезоксерофильные кустарники, как *Spiraea aquilegifolia* и даже *Prunus pedunculata*. Эти же кустарники сочетаются с ксеромезофильными *Cotoneaster neo-popovii*, *Potentilla parvifolia*, *Ribes pulchellum* на ранних стадиях сукцессий при антропогенном сведении боровых ценозов сосны и лиственницы сибирской. Во-вторых, доказано, что таволга водосборолистная и лжеминдаль черешчатый существенно отличаются по их отношению к влагообеспеченности, да и к температурному режиму местообитаний, в результате чего при иссушении экотопов лжеминдаль получает явное преимущество.

Смены боровых лесных ценозов на кустарниковые и смена различных кустарниковых ценозов по направлению к наиболее (мезо)ксеро́фитным чистым ценозам *Prunus pedunculata* с точки зрения энергѐтического и экологического баланса — дигрессионные процессы. Исходная производительность боров в результате этих смен до лжеминдальников снижается по надземной фитомассе в 25—50 раз, а в сообществах, где господствует таволга — до 150 раз. Резко трансформируется и видовой состав сообществ, он обедняется в чистокустарниковых сообществах как таволги, так и лжеминдаля. Снижается и проективное покрытие, кроме случаев резкого увеличения доли дерновинных злаков. Прогрессивное истощение дернового слоя (в частности, содержания гумуса) и иссушение почв резко затрудняют возможность возобновления даже сосны. Поэтому смены боров на кустарниковые сообщества в настоящий момент можно считать необратимыми для региона Средней Халхи, а возможно, и для экспозиционных лесостепных комплексов низкогорий бассейнов Орхона и Толы в регионе до 48° с. ш.

Однако есть ряд важных фактов, которые не позволяют нам доказательно утверждать подобное для других районов Дауро-Монголо-Маньчжурской провинции, а тем более для времени, значительно отстоящего от современности. В частности, мы знаем, что *Armeniaca sibirica* обильно и широко представлен в Даурии, а *Prunus pedunculata* там полностью отсутствует. В то же время оба этих вида есть в Южной Бурятии, а в низовьях рек Селенги и Орхона имеют характерный выступ на северной границе (примерно до Гусиного озера на север). Более того они здесь не одиноки, в этом районе есть и *Ribes pulchellum*, *Spiraea aquilegifolia*, *Caragana microphylla* (*C. buriatica*), *C. stenophylla*, *Rhamnus erythroxylon* (характерный вид сообществ и абрикоса и лжеминдаля севернее долины Еро-гола) и даже *R. dahurica* (в России — район Шара-гола, в Монголии в этом секторе пока не известен). Есть здесь даже *Artemisia messerschmidtiana*, *Lespedeza davurica*, *L. hedysaroides* (или *L. juncea*), *Hedysarum fruticosum*, *Sphaerophysa salsula*, *Haplophyllum dahuricum*, *Rubia cordifolia*, *Leonurus sibiricus* и многие другие виды, характерные для кустарниковых и ксерофитно-древесных ценозов. Более того здесь обнаружены самые северные местонахождения *Caryopteris mongolica*, *Peganum nigellastrum*, видов более широко распространенных и в Центральной Азии. Наконец, в этом секторе такие важные для истории всего комплекса «шибляковых» и «прериевых» видов юга Сибири и северной Монголии виды, как *Filifolium sibiricum*, *Artemisia palustris*, *Nitraria sibirica*, *Agropyron michnoi* имеют самые северные местонахождения в Баргузинской и Верхне-Витимской котловинах (а это — виды самой различной экологической приуроченности и разных ареалов). Более того в боровых ценозах на этой территории есть не только многочисленные широко распространенные на юге Сибири виды, но и древние виды с ясными восточноазиатскими связями — *Spodiopogon sibiricus*, *Pycnostelma paniculatum*, *Cynoctonum purpureum*, *Orostachys malacophylla* и др. Бóльшая часть этих видов отсутствует в районе южнее 49 параллели (в том числе и в районе описаний). Целый ряд подобных видов, включая такие субэндемичные для Южной Бурятии и Северной Монголии виды, как *Stenosolenium saxatile*, *Diarthron linifolium*, *Stevenia alyssoides*, эндемичный *Vicia tsydenii*, тоже отсутствуют в данной серии описаний, но есть севернее в абрикосниках, лжеминдальниках или борах. В то же время мы знаем, что весь этот комплекс и даже некоторые виды, имеющиеся в наших описаниях, исчезают в более южных районах, где еще есть ценозы и *Prunus pedunculata* и *Spiraea aquilegifolia*, но появляются на южных отрогах Хэнтэя, в Ононской Даурии на территории Монголии и России. Следовательно, в районе севернее полигонов наших наблюдений в бассейне Селенги наблюдается концентрация реликтовых элементов разной природы, в том числе связанных с кустарниковыми сообществами. Как можно объяснить эти факты, если мы знаем также, что в лесном поясе Хэнтэя (особенно на северо-западном его макросклоне) и в бассейне Мензы (Миндж-гол) тоже есть реликтовый комплекс, но уже таежной природы, и в том числе сообщества с *Abies sibirica* на юго-восточном пределе его распространения (и в островном положении, удаленно от других массивов пихтовых лесов)?

Все эти характерные особенности природы юга Бурятии и Северной Монголии можно объяснить лишь в том случае, если мы осознаем и всю сложность современного растительного покрова лесостепной Монголии и различную историю разных элементов этого комплекса в течение плейстоцена и голоцена. Сложную мозаику растительности этой территории в створе от Южной Бурятии (с широты Гусиного озера) до западной части Халхи в нижней части бассейна Толы определяют в настоящее время взаимодействующие на сравнительно небольшом пространстве (450 км по меридиану и около 100—150 км по широте) между горными системами Хангая (в широком смысле) и Хамар-Дабана на западе и Хэнтэя на востоке зонально-секторные и высотно-поясные факторы. Это взаимодействие сильно осложнено чисто локальным явлением — меридианальным дренажем крупных рек Орхона с Толой и Селенги, средние высоты пойм которых в этом створе с юга на север изменяются от 1000 до примерно 570 м над ур. м. В результате в этом районе на небольшом пространстве тесно взаимодействуют (и взаимодействовали ранее) 3 различных фратрии растительности — дауроманьчжурская гемиксерофильно-лесная, ангаридская светлохвойно-таежная и сибирско-монгольская сухостепная, а в горах Хамар-Дабана и Хэнтэя еще и реликтовые поясные образования четвертой фратрии — урало-сибирской таежной. Дауроманьчжурский комплекс растительности, лучше всего представленный в северной части территории (к югу от низовий Селенги и Еро-гола), образован из фрагментов 2 сукцессионных систем, лишенных в современный период климаксовых сообществ: первой — системы южных боров (с реликтовыми *Spodiopogon sibiricus*, *Pycnostelma paniculatum* и др.), гемиксерофильных листопадных редколесий и кустарников с центральными ценозами *Armeniaca sibirica* и коренными (склоновыми) ценозами *Ulmus pumila*, а также почти исчезнувших ценозов восточноазиатских прерий; второй — пойменной системы, представленной лишь фрагментами сложных урем с тополями и яблоней сибирской, а также с *Ulmus pumila*, реже *U. japonica*, почти полностью исчезнувшими лугопрериями и более полно сохранившимися лугами. Ангаридский комплекс растительности развит также главным образом в северной части территории и на северных экспозициях гор. Он включает в данном регионе преимущественно лиственничные и сосново-лиственничные боры, вторичные длительно-производные березняки, лугостепи и петрофитные полидоминантные степи. Сибирско-монгольский сухостепной комплекс растительности представлен кустарниковыми и полидоминантными степями, реликтовыми крупнозлаковниками (а вернее туссоками *Achnatherum splendens* и др.), а кое-где и преимущественно петрофитными степными кустарниками (из видов *Caragana*, но и *Potentilla parvifolia* и др.). Пойменные его элементы (ценозы *Caragana spinosa*) очень редки. Наконец, реликтовые поясные элементы урало-сибирской фратрии представлены борами с кедром, лиственнично-кедровыми и почти сведенными пихтово-кедровыми таежными лесами и производными березняками (после боров) и осинниками (после пихтово-кедрового леса), а также долинными ерниками и болотами. Возраст всех фратриальных комплексов в данном регионе очень различен. Наиболее древний комплекс — дауро-маньчжурский развивался на данной территории с неогена. Он сохранился лишь в реликтовых фрагментах, сильно разобщенных в настоящее время в результате резких дизъюнкций во время плейстоцена, связанных с горообразованием и омоложением древних поднятий, вызвавшими резкие изменения в увлажнении региона за счет перехвата юго-восточных (муссонных) воздушных масс при омоложении Хангайских поднятий. Некоторые более ранние этапы редукции этого комплекса хорошо представлены в собственно Маньчжурии и в том числе в Приханкайской низменности. Там сохранились и сильно нарушенные климаксовые сообщества для этих регионов — дубравы *Quercus mongolica*, завершающие сукцессии южных боров из сосен родства *Pinus sylvestris*, преимущественно гибридогенных — *Pinus funebris* и *P. yamazutae* (= *P. krylovii*); последняя представлена в Даурии и Прихинганьи. В холодные эпохи плиоцена и в эоплейстоцене на территории Прибайкалья—Верхнего Амура проникают таежные (а вернее, чернево-таежные) ценозы с господством пихты и кедра урало-сибирской фратрии, а в нижнем и среднем плейстоцене — комплексы ангаридской фратрии. Однако в более сухие и теплые эпохи плейстоцена здесь же широко расселяются (преимущественно по котловинам) комплексы сибирско-монгольских степей, вместе с ангаридскими комплексами образующие регионально-своеобразные экспозиционные лесостепи. Дауроманьчжурские элементы сохраняются в это время лишь на южных макросклонах хребтов в нижних частях лесного пояса, в котором господствуют чернево-таежные леса, занимающие несколько более высокие ступени гор. При этом образуются сукцессионные системы смен южных боров дауроманьчжурского типа на кедровые леса урало-сибирского типа (которые были окончательно уничтожены уже в историческое время). В самом конце плейстоцена—начале голоцена в этом секторе, видимо, наблюдается волна наступления центральноазиатских пустынных степей к северу (с одновременной редукцией темнохвойных лесов в нижних поясах гор, кроме пойм). Именно с этими волнами связаны самые северные проникновения в Забайкалье таких видов, как *Nitraria sibirica*, *Peganum nigellastrum*, *Careopteris mongolica*, а в более южных районах Восточной Гоби (ранее степных, но с пойменными лесами с участием *Ulmus pumila*) — наиболее далекое проникновение к северу из рефугиумов Алашани и Ордоса таких важных элементов, как *Potaninia mongolica* и *Ammopiptanthus mongolicus* (Камелин, 1988). В дальнейшем в более влажные эпохи голоцена элементы пустынных степей как в этом секторе, так и в Даурии были резко редуцированы. И их вытеснили: в Селенгинском секторе — полидоминантные сибирско-монгольские степи и комплексы с лугостепями и лиственничниками по низкогорьям; а в Даурии — восстановившиеся восточноазиатские прерии и боры с гемиксерофильными кустарниками и деревьями. Дальнейшая история этих систем связана с резкими антропогенными изменениями в связи с периодически возрастающим ростом народонаселения, занимавшегося по крайней мере последние

5000 лет интенсивным скотоводством. Расселение же в этих регионах *Prunus pedunculata*, скорее всего, следует связывать с позднеплейстоценово-голоценовым наступлением пустынных степей. Этот вид (видимо исходно гибридогенный) стабилизировался в плейстоцене на территории Гоби, тогда в большей своей части степной и криофильно-степной, и к северу расселился позднее, чем настоящие дауро-маньчжурские элементы. Именно поэтому центр его современного ареала (и ценоареала) приходится на степные регионы Монголии (мелкосопочники и периферийные части гор). Сочетание этого вида (и некоторых других кустарников комплекса сибирско-монгольских степных видов) с борами и гемиксерофильными кустарниками дауро-маньчжурского типа — результат недавних, в основном антропогенных изменений, в том числе связанных с резким уменьшением площадей лесов и иссушением ландшафтов в историческое время.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горная лесостепь Восточного Хангая. М., 1983. 190 с.

Данилин И. М., Цогт З. Таксационно-морфологическая структура и продуктивность лиственничников, формирующихся на вырубках МНР // Методологические вопросы оценки состояния природной среды МНР: Тез. докл. Пущино, 1990. С. 71—72.

Дюрягина Г. П., Иванова М. М. Характеристика ценопопуляций редких видов флоры Бурятии // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 11. С. 1529—1538.

Камелин Р. В. К истории пустынного комплекса видов флоры Центральной Азии // Пустыни Заалтайской Гоби. Характеристика растений-доминантов. Л., 1988. С. 6—14.

Камелин Р. В. География и фитоценология *Armeniaca sibirica* (L.) Lam. // Раст. ресурсы. 1994. Т. 30. Вып. 1—2. С. 3—26.

Камелин Р. В. География и фитоценология *Prunus* (*Amygdalus*) *pedunculata* (*Rosaceae*) // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 3. С. 400—425.

Коротков И. А. Географические закономерности распределения лесов в Монгольской Народной Республике // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 2. С. 145—153.

Леса Монгольской Народной Республики (география и типология). М., 1978. 128 с.

Линдеман Г. В. Естественно растущий вяз мелколистный. М., 1981. 91 с.

Рачковская Е. И. Растительность гобийских пустынь Монголии. СПб., 1993. 134 с.

Слемнев Н. Н. Прирост фитомассы и фотосинтез хвои в сосновых древостоях различных полнот и типов леса: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1969. 18 с.

Слемнев Н. Н. Особенности фотосинтетической деятельности растений Монголии: эволюционные, экологические и фитоценотические аспекты // Физиол. раст. 1996. Т. 43. № 3. С. 418—436.

Степи Восточного Хангая. М., 1986. 182 с.

Юнатов А. А. Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики // Тр. Монг. Комиссии. М.; Л., 1950. Вып. 39. С. 1—223.

Юнатов А. А. Пустынные степи Северной Гоби в Монгольской Народной республике. Л., 1974. 132 с.

Hilbig W. Pflanzengesellschaften der Mongolei // Erforschung biol. Ress. MVR. 1990. Bd 8. S. 5—146.

Hilbig W. The vegetation of Mongolia. Amsterdam, 1995. 253 p.

SUMMARY

The replacement of anthropogenically thinned pine and larch forests by shrub communities of xerophytic species is for the first time described in the forest-steppe zone of Mongolia (the area between Hangay and Hentay). The causes of the recent expansion of shrubs in the area are found by a complex study of spatial and temporal series of plant communities with the dominance of *Prunus* (*Amygdalus*) *pedunculata* and *Spiraea aquilegifolia.* The main cause is a progressive dehydration of the forest-steppe over the current historical period, which has become visible in the last decades. Under these circumstances, there is little chance to meet conditions to favour a large-scale seed renewal of not only conifers but also small-leaved trees. In this context, the problems of historical formation of the vegetation of Dauric-Mongolian-Mandshuric province and adjacent regions are discussed, particularly of the range of the xerophytic shrub *Prunus pedunculata.*

УДК 561 : 551.781.5 (234.81)

© С. В. Викулин,[1] Бен А. ЛеПаж,[2] В. Ю. Шалиско[3]

TAXODIUM BALTICUM (*TAXODIACEAE*) В ПАЛЕОГЕНОВОЙ ФЛОРЕ ПАСЕКОВА (ВОРОНЕЖСКАЯ ОБЛАСТЬ)

S. V. VICKULIN, BEN A. LEPAGE, V. Y. SHALISKO.
TAXODIUM BALTICUM (*TAXODIACEAE*) IN THE PALAEOGENE FLORA OF PASEKOVO (VORONEZH REGION)

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: vickulin@SV2351.spb.edu
[2] Department of Earth and Environmental Science, University of Pennsylvania
Philadelphia, PA 19104-6316, USA
Current address: URS Corporation, 1400 Union Meeting Road, Suite 202 Blue Bell
PA 19422-1972, USA
E-mail: Ben_LePage@URSCorp.com
[3] С.-Петербургский государственный университет,
биолого-почвенный факультет, каф. высших растений
Current address: Guadalahara, Jalisco, Mexico
E-mail: vshalisko@mail.ru

Поступила 16.04.2004
Окончательный вариант получен 20.10.2004

Находка *Taxodium balticum* Sveshn. et Budants. из позднеэоценовой-раннеолигоценовой флоры Пасекова (Михайловский р-н Воронежской обл.) позволяет по-новому взглянуть на систематику раннетретичных представителей рода *Taxodium*; обратить внимание на архаические признаки строения эпидермы листьев, шишек, семян и на его стратиграфическую роль. Вид является одним из главных компонентов раннеолигоценовых переходных флор хазельбахско-светлогорско-пасековского типа. Впервые дано детальное сравнение микроморфологии листьев ископаемого вида *T. balticum* со всеми тремя современными видами: из Юго-Востока США — *T. distichum* (L.) Rich., *T. ascendens* Brongn. и Центральной Америки (Мексика, Гватемала) — *T. mucronatum* Ten. Описаны отпечатки побегов (брахибластов), эпидермы ископаемых и современных видов. Родовой диагноз подтверждается находками семенных чешуй и семян *Taxodium* в бурых углях Пасекова. Дополняется и уточняется диагноз ископаемого вида и устанавливается его стратиграфическое значение. Дается сравнительная характеристика палеогеновых и современных фитоассоциаций *Taxodium*.

Ключевые слова: хвойные, *Taxodium*, *Taxodium balticum*, устьица, лист, кутикула, микроморфология, стоматография, палеоген.

Ископаемые остатки листьев и побегов представителей сем. *Taxodiaceae* известны из местонахождений меловой и третичной флоры Евразии, Северной Америки и Австралии (Горбунов, 1955; Дорофеев, 1963, 1974, 1975, 1976; Свешникова, 1963а, б, 1967; Florin, 1963; Mai, Walther, 1978, 1985; Громыко, 1982; Викулин, 1987а; Vickulin, Zhilin, 1993a, b; Rzedowski, 1994; Walther, 1994; Pole, 1995; Mai, 1996; Викулин, Жилин, 1997; Ma, Gu, 2000; Ma et al., 2000; Vickulin, 2000a, b; Leng et al., 2001; Vickulin et al., 2003). *Taxodium*, отмеченный еще в позднем мелу (Свешникова, 1967; Aulenback, LePage, 1988), обычно представлен отпечатками годичных побегов-брахибластов и был распространен довольно широко по всей позднемеловой и третичной толще отложений Евразии и Северной Америки (Борсук, 1956; Свешникова, 1963а, б; 1967; Дорофеев, 1976; Буданцев, 1983, 1986, 1997). Однако структурно сохранившиеся побеги с исследованной эпидермальной структурой известны гораздо реже (Zalewska, 1959; Свешникова, Буданцев, 1960; Свешникова, 1963а, б; 1967; 1978; Boulter, 1970, 1971; Alvin, Boulter, 1974; Vickulin et al., 2003). В палеогене Восточно-европейской равнины структурно сохранившиеся растительные остатки были обнаружены лишь в бурых углях и лигнитах юга Европейской России и Украины (Schmalhausen, 1883; Шмальгаузен, 1884; Зосимович, Михелис, 1979; Викулин, Пнева, 1986; Викулин и др., 1986; Викулин, 1987а—в; 1990, 1991, 2002; Проскурин, Викулин, 1990; Vickulin et al., 1995b, 2002; Vickulin, 1996a, b, 1998a, b, 1990a, b; Vickulin et al., 2002). Ныне *Taxodium* дизъюнктивно сохранился лишь в теплоумеренных и субтропических рефугиальных зонах юго-востока США, Мексики и Гватемалы (McVaugh, 1943; 1992; Miranda, Sharp, 1950; Graham, 1973, 1999). В Европе *Taxodium* существовал до самого конца плиоцена и исчез в четвертичную эпоху оледенений (Никитин, 1957; Дорофеев, 1976). Филогенетические взаимоотношения и таксономия представителей сем. *Taxodiaceae*, включая *Taxodium*, изучались с использованием разнообразных методических подходов молекулярной биологии, цитогенетики, микро- и макроморфологии семян, древесин, листьев и пр. (Cross, 1939, 1940; Philips, 1941; Kaeiser, 1953; Hida, 1957; Дорофеев, 1975, 1976; Schlarbaum et al., 1983; Hart, 1987; Price, Lowenstein, 1989; Page, 1990; Takaso, Tomlinson, 1990; Brunsfeld et al., 1994; Chaw et al., 1997; Hilu, Liang, 1997; Stefanovic et al., 1998; Gadek et al., 2000; Kusumi et al., 2000). Однако, за редким исключением, как ископаемый, так и современный *Taxodium* не исследовался детально с точки зрения микроморфологического строения кутикулы его листьев (Свешникова, 1963б; Stockey, Frevel, 1997; Vickulin et al., 2003). В настоящей работе нами впервые проведен детальный сравнительно-стоматографический анализ поверхности листьев ископаемого *Taxodium* и всех 3 его современных «видов-аналогов» из Северной Америки при помощи сканирующего электронного микроскопа.

Материал и методика

Местонахождение Пасеково. В 1983—1988 гг. одним из авторов (С. В.) этого исследования был собран богатый палеоботанический материал из бурых углей позднеэоценовой-раннеолигоценовой флоры Пасекова (координаты: 49°45′ с. ш., 39°48′ в. д.), Михайловский р-н Воронежской обл., включая обильно представленный *Taxodium* в виде отпечатков листьев (рис. 1, *1—3*) со структурно сохранившимися фитолеймами, древесинами, остатками семенных чешуй женских шишек и пыльцой (Викулин, 1987а—в, 2002; Vickulin, 1999a, b; Vickulin et al., 2002). Пасековское буроугольное месторождение расположено на юго-востоке Среднерусской возвышенности у разъезда Пасеково (на территории хутора Лебедево, вблизи от Пасеково) в Михайловском р-не Воронежской обл. Заброшенный сейчас карьер (добыча шла открытым способом) находится в непосредственной близости от железнодорожного полотна, соединяющего Воронеж и Ростов-на-Дону. Карьер этот ныне заполнен почвенными водами, в результате чего образовалось небольшое озеро с глубиной до 6—8 м, постоянно подпитываемое вскрытыми разработкой водоносными горизонтами. Разработка месторождения прекратилась в 1950-х годах, с тех пор до момента полевых работ палеоботанического отряда Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, возглавляемого С. В. Викулиным в 1983—1984 гг., и полевых работ С. В. Викулина и К. П. Проскурина в 1988 г. сохранилось значительное количество глыб бурого угля, вынутого добытчиками из пласта и

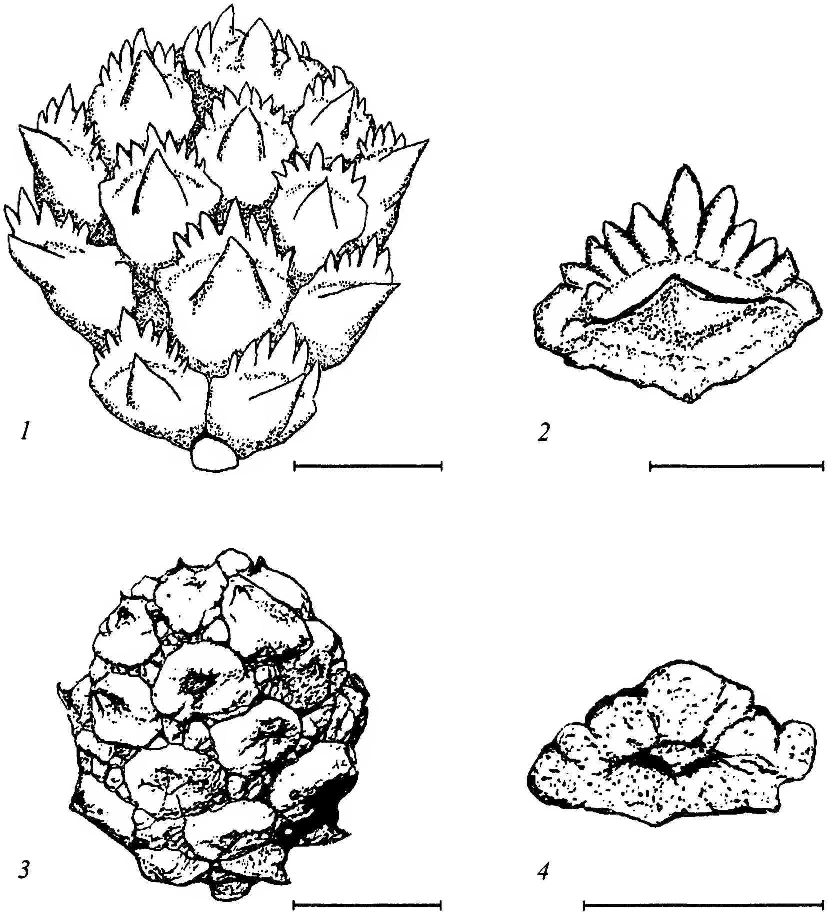

Рис. 1. Шишки и чешуи шишек раннетретичных *Taxodium balticum* (*1*, *2*) и современных *T. mucronatum* (*3*, *4*) (ориг. рис. В. Ю. Шалиско).

1, *2* — *T. balticum*: обобщенная синтетическая реконструкция ископаемой шишки с учетом данных Свешниковой, Буданцева (1960), модифицированная в соответствии с недавними находками в Германии (Mai, Walther, 1978, 1985) и Центральной России (Викулин, 1987а, 2002; Vickulin, 1999 a, b); *1* — шишка *T. balticum*; *2* — чешуя шишки; *3*, *4* — шишка и чешуя современного *T. mucronatum*, Guadalajara, Mexico; *3* — шишка, *4* — чешуя шишки. Масштабные линейки: *1*, *3* — 1 см; *2*, *4* — 5 мм.

брошенного здесь. Размеры отдельных глыб достигают 1.5 м в дл. и 0.7—1.5 м в шир. В Пасекове, в неглубокой промоине, а затем в крутом обрыве бывшей шахты для добычи угля В. П. Семеновым (1965, 1972) был составлен разрез. Он лично удостоверил свои данные о залегании угольного пласта на месте, в Пасекове, во время совместных геолого-палеоботанических работ в Воронежской обл. в 1983 г. Семенов выделяет пачку пасековских углей в качестве верхнего горизонта харьковских слоев, что, по его мнению, соответствует верхнему эоцену. Он считает, что участок накопления бурых углей являлся, видимо, бухтой мелководного морского бассейна, в которую с северо-востока впадала древняя река — возможно, палео-Дон (Семенов, 1965). Растительная группировка, существовавшая в то время в Пасекове, представляла собой древний тип таксодиево-ниссового болота (Викулин, Пнева, 1986; Eyde, Manchester, 1997) с многочисленными термофилами: лавровыми, экзотическими вересковыми (эпакрисовыми), миртовыми, бромелиевыми, алянгиумами и архаичными таксодиевыми (например, *Protosequoia* sp.) (Knobloch, Mai, 1986). Листопадный элемент (например, экзотический *Sorbus prealnifolia* Vikulin, родственный современным сино-гималайским цельнолистным рябинам) был слабо выражен (Викулин, 1987а—в, 2002; Vickulin, 1999a, b).

Ископаемые образцы листьев были подвергнуты очистке поверхностей посредством плавиковой кислоты (HF) с последующей промывкой в дистиллированной воде. Современный материал обрабатывался 10%-ным водным раствором триоксида хрома, часто с легким подогревом. Ископаемые кутикулы нейтрализовались 10%-ным раствором аммиака или гидроокиси калия (KOH) после проведения мацерации образцов в смеси Шульце ($HNO_3 + KClO_3$), затем проводилась монтировка кутикулярных пленок на специальные столики для последующего анализа на сканирующем электронном микроскопе. Для изучения эпидермальных поверхностей *Taxodium* целые листья или их части монтировались на специальные столики и далее напылялись слоем золота толщиной 15 ннм. Образцы листьев рассматривались и фотографировались в сканирующем электронном микроскопе модели JEOL 35C SEM при напряжении пучков энергии в 14—16 kV. Исследование листьев современных и ископаемых *Taxodium* проведено одним из авторов статьи (С. В. Викулин) в кабинете сканирующей электронной микроскопии БИН РАН. В одном из сеансов в 2000 г. принимал участие Бен ЛеПаж. Световая микроскопия также использовалась в качестве дополнительного средства для уточнения общей конфигурации периклинальных стенок эпидермальных клеток при малых увеличениях (Ильинская и др., 1997; Нестерович, Дерюгина, 1983; Watson, 1942). Использовались стандартные методики для подготовки кутикул листьев к микроморфологическому исследованию (Kräusel, Weyland, 1950; Alvin, 1970; Boulter, 1970, 1971; Alvin, Boulter, 1974; Свешникова, 1978; Wilkinson, 1979; Cutler et al., 1982; Kerp, 1990; Kerp, Krings, 1999; Vickulin, 1999a—c; Викулин, 2002; Vickulin et al., 2003). Для видовой и родовой идентификации ископаемых остатков *Taxodium* использовался метод сравнительного анализа гербарного и свежего-живого материала по так называемым «ближайшим современным видам-аналогам», NLR = Nearest Living Relatives. Современные виды *T. distichum*, *T. ascendens* из США и *T. mucronatum* из Мексики ранее изучались Викулиным по гербарию БИН РАН. Однако ввиду отсутствия достоверных гербарных сборов с точными определениями потребовались новые тщательные сборы: 1) при посредничестве Prof. Arthur Cronquist, New York Bot. Garden, USA в местах природного произрастания видов *T. distichum* и *T. ascendens* на юго-востоке США; 2) сборы Бен ЛеПаж в Morris Arboretum, USA в 2000—2001 гг.; 3) сборы Викулина в US National Arboretum, Washington D. C. в 1993, 1997 и 1999 гг.; 4) новые интересные детальные гербарные сборы по *T. mucronatum* из Мексики осуществлены В. Ю. Шалиско в 2001—2003 гг.

Результаты и обсуждение

Ниже приводится описание оригинальных макро- и микроморфологических признаков: ихнофитологических, стоматографических (данные Викулина) и палеокарпологических (совместные данные сборов Викулина и Проскурина, 1988) материалов по ископаемым остаткам раннетретичного *Taxodium* с учетом новых сравнительных данных по редкому современному виду *T. mucronatum* Ten. (рис. 1, *4*, *5*) из мезофитных горных лесов Мексики (новые данные Шалиско, наблюдения и сборы 2001—2003).

Taxodium из позднеэоценовой-раннеолигоценовой флоры Пасекова. Веточки и листья ископаемого *Taxodium* из позднеэоценовой?-раннеолигоценовой флоры Пасекова описываются под названием *T. balticum*, и в соответствии ископаемому виду ставится мексиканский вид *T. mucronatum* (Mai, Walther, 1978, 1985). Вытянутые ископаемые семена *Taxodium* из Пасекова описаны под названием *T. heerii* Dorof.

Сем. *TAXODIACEAE*

Род *TAXODIUM* Rich., 1810

Современный род. Листопадные *T. distichum* (L.) Rich. и *T. ascendes* Brongn. (=*T. imbricarium* (Nutt.) R. M. Harper) произрастают в болотах на Юго-Востоке США, частично или длительное время залитых водой. При этом *T. ascendens* имеет более южный ареал и мелкие деревья. Наиболее известен *T. distichum*, представленный деревьями высотой до 40—50 м. Наименее известный полувечнозеленый *T. mucronatum* Ten. (огромные деревья, в горах Центральной Америки — Гватемала, Мексика) дизъюнктивно оторван от других двух видов. На территории США ареал *T. mucronatum* занимает лишь узкую изолированную полоску в эстуарной зоне мексикано-техасской границы.

T. balticum Sveshn. et Budants. Бот. журн. 1960: 45, 6: 872—874, табл. 1, фиг. 1—10; табл. 2, фиг. 1—5; табл. 3, фиг. 1—6; табл. 4, фиг. 1—9; табл. 5, фиг. 1—9; табл. 6, фиг. 1—6; рис. в тексте 1б, 2; Свешникова, 1963, Тр. БИН АН СССР 8. 4: 224, табл. 9, фиг. 7—15; Mai, Walther, 1978 Abhandl. Mus. Mineral, Geol. 28: 23, Tab. 14, Fig. 1—7; Tab. 16, fig. 1—11. *T. palaeomucronatum* Dorof. 1963, ДАН СССР 152: 983 nomen nudum; *T. distichum miocenum* Heer, 1869, Mioz. Balt. Flora: 18—20, tab. 2, fig. 1—6; Tab. 3, fig. 6, 7; Дорофеев, 1976, Бот. журн. 61, 10: 1364—1373; табл. 4, фиг. 9—12; рис. 1, 1—8, рис. 2, 1.

Тип. Голотип: нижний олигоцен, Светлогорск (Rauschen), Калининградская обл., обр. 300 (шишка).

Изотипы: обр. 23/58 (побег), обр. 570 (собрание микростробилов), колл. 462, БИН РАН.

Материал: 1) обр. 21—40, колл. 1392 БИН: буроугольное месторождение Пасеково Воронежской обл., коллектор С. В. Викулин (1983—1988 гг.). Более 50 экз. отпечатков листьев *Taxodium*, находящихся в органической связи с фитолеймами, и дисперсных фитолейм с эпидермальной структурой абсолютно идентичной листовым фитолеймам. Сохранность некоторых листьев очень высокая — в них даже сохранились пластиды (Vickulin, 1996a, b; 1998a, b; Vickulin, Yakovleva, 1998; Vickulin, 1999a, b); 2) керновый материал скважины № 7 (глубина 10.0—11 м) от московского геолога Ю. И. Иосифовой (ГУЦР) из пробуренной в 1985 г. в Пасекове скважины (палеокарпологическая коллекция 462, БИН, полученная Проскуриным и Дорофеевым); 3) палеокарпологическая коллекция из Светлогорска и Отрадного, собранная Дорофеевым в 1962 г. (Викулин, 1987а—в, Vickulin, 1999a, b).

Местонахождения: верхний эоцен, Haselbah Flubsande, Klausa, Profen (Германия); нижний олигоцен, Tagebau Borna — ost, Tagebau Peres, Tagebau Schleenhain, Tagebau Profen (Германия); нижний олигоцен, Светлогорск (Rauschen) Калининградская обл., верхний эоцен?-нижний олигоцен, Пасеково, Воронежская обл.

Макроморфология листьев современных *Taxodium* и ископаемого *Taxodium balticum* (рис. 1, *1—5*)

I. Современные виды: 1) *T. distichum* — листья нежные, линейные, «двурядные», 7—17 мм дл., 1—1.25 мм шир., укороченные побеги опадают ежегодно; 2) *T. ascendens* — листья короткие, 5—10 мм дл., искривленные, шиловидные, прилегающие к побегу; 3) *T. mucronatum* — листья линейные, слегка кожистые, 10—15 мм дл., 1.25 мм шир., укороченные побеги-брахибласты опадают на второй год.

II. Ископаемый вид: *T. balticum*. а) *Taxodium* из России (Пасеково) — листья линейные, плоские, 6—10 мм дл., 1.2—1.7 мм шир., линейно-ланцетные с острой верхушкой, суженным, низбегающим на побег основанием и отчетливой средней жилкой. Листья отходят от побега под углом 35°—45°. Их расположение спиральное, двурядно-очередное. Побеги до 65 мм дл. в виде отпечатков, покрытых углистым веществом (фитолейма). Чаще встречаются небольшие фрагменты побегов, а также отдельные листья, сохранившиеся в виде фитолейм; б) *Taxodium* из Германии (Хазельбах и др. местонахождения) — листья линейные, плоские, средняя величина длины брахибластов варьирует в пределах 60—90 мм (Mai, Walther, 1978: 32, taf. 16, fig. 1—7).

Микроморфология листьев современных *Taxodium* и ископаемого *Taxodium balticum* (табл. I, *1—3*, II, *1—6*, III, *1—8*)

По микроморфологии листьев *Taxodium* посредством параллельного исследования в световом и сканирующем электронном микроскопах можно различать все 3 современных вида и проводить их сравнение с ископаемым материалом (табл. I, *1—3*, II, *1—6*; III, *1—8*).

Современные виды (1—3):

1. *T. mucronatum* — предположительно более древний полувечнозеленый мексиканский вид, имеет более толстые и массивные стенки клеток эпидермы, чем остальные 2 листопадных вида из Юго-Востока США. Стоматотип — энциклоцитный. Межустьичные эпидермальные клетки внутри устьичных полосок — угловатые, слабоизвилистые. Длина основных эпидермальных клеток (между устьичными полосками) в 1—2 раза превышает ширину, их форма преимущественно ортогональная; 2. *T. distichum* обладает субэнциклоцитным стоматотипом, более тонкими стенками клеток эпидермы. Межустьичные клетки эпидермы внутри устьичных полосок имеют сглаженную, закругленную форму углов, их края изогнуты в большей мере, чем у *T. mucronatum*; 3. *T. ascendens* — еще более нестабильная форма устьичных аппаратов по сравнению с *T. distichum*. Как и у последнего вида, стенки клеток эпидермы тонкие. В отличие от первых двух видов форма клеток основной эпидермы вытянутая, веретеновидная, с заостренными углами.

Ископаемый вид (4а, б):

4. *T. balticum* — по стоматотипу и особенностям макро- и микро-морфологии листьев в наибольшей степени напоминают современный центрально-американский *T. mucronatum*. Отличие ископаемого и современных видов *Taxodium*: клетки эпидермы ископаемого раннетретичного *T. balticum* в 2—3 раза мельче клеток всех современных видов.

Сравнительная микроморфология листьев брахибластов трех современных видов *Taxodium mucronatum*, *T. distichum*, *T. ascendens* и ископаемого раннетретичного *T. balticum* (Пасеково, Светлогорск, Отрадное, Haselbah)

Виды, местообитание	Размер устьица, длина × ширина (мкм)	Стоматотип, устьичный аппарат	Клетки межустьичной эпидермы	Клетки основной эпидермы
T. balticum Пасеково (Россия)	35 × 40	Энциклоцитный, стабильный	Короткие, ортогональные, стенки клеток прямые	Ортогональные, стенки клеток прямые
T. balticum Хазельбах (Германия), Светлогорск, Отрадное (Россия)	19 × 31	То же	То же	То же
T. mucronatum Юго-восток Мексики, Гватемала	70 × 80	Сильная кутикуляризация как устьиц, так и эпидермы		
		Энциклоцитный, стабильный, узкое кольцо побочных клеток	Короткие, ортогональные, стенки клеток прямые	Ортогональные, стенки клеток прямые или слабоизвилистые
T. distichum Юго-восток США	60 × 70	Субэнциклоцитный, околоустьичные клетки по размерам мало отличаются от основной эпидермы	Вытянутые, с округлыми кончиками, стенки клеток слабоизвилистые	Округлые кончики клеток, стенки клеток извилистые или сильно изогнутые
T. ascendens Юго-восток США	60 × 70	Субэнциклоцитный, нестабильный	Вытянутые, с заостренными кончиками, стенки клеток прямые	Заостренные кончики клеток, вытянутые клетки

а) *Taxodium* из России (Пасеково, Светлогорск, Отрадное) — листья амфистоматные или гипостоматные. Часто на верхней поверхности устьица отсутствуют. Эпидерма нижней поверхности слагается из аналогичных верхней поверхности клеток и устьиц. Основные клетки эпидермы четырехугольные, длина их равна ширине, или несколько превышает ее; у клеток продольные стенки прямые. Устьица расположены в двух полосах по сторонам средней жилки листа. Устьица амфициклические, характерен энциклоцитный стоматотип, число побочных клеток 4—5 (6). Устьичная щель ориентирована перпендикулярно или косо относительно длины листа, очень редко — параллельно оси листа, что отличает *Taxodium*, например, от *Sequoia*, у которой устьичная щель ориентирована преимущественно параллельно по отношению к продольной оси листа (табл. I, *1—3*; II, *3*, *12*, *16*). У листьев *Glyptostrobus* устьичные щели ориентированы более хаотично, чем у *Taxodium* и *Sequoia* (Vickulin et al., 2003). *T. balticum* из Светлогорска, Отрадного, Хазельбаха и Пасекова (Mai, Walther, 1978, 1985; Викулин, 1987а—в) по признакам строения эпидермы листа обнаруживает сходство с современным видом *T. mucronatum* из Мексики, тогда как *T. dubium* (Sternb.) Heer сближается с североамериканскими видами *T. distichum* и *T. ascendens* (Викулин, 1987а; Kvaček, 1976).

б) *Taxodium* из Германии (Хазельбах и др. местонахождения): представлен верхней частью хвои с 2 устьичными полосами по 1 устьицу в полоске. Размеры устьичных аппаратов варьируют (19—31 мкм). Также варьируют по размерам основные эпидермальные клетки (вне устьичных полосок) — от 37—80 до 14—

25 мкм (соотношение длины к ширине может меняться от 1 : 2 до 1 : 4). Межустьичные эпидермальные клетки короткие, ортогональные, их размеры сопоставимы с устьицами (20 × 20 мкм), соотношение длины к ширине примерно 1 : 1 (Mai, Walther, 1978, 1985).

По микроморфологии листьев нами установлено 2 существенно различающихся типа — более древний вечнозеленый раннетретичный тип с толстой кутикулой, напоминающий современный *T. mucronatum*, и листопадный тип с тонкой кутикулой и менее стабильной организацией устьичного комплекса (субэнциклоцитный стоматотип), напоминая 2 вида листопадных северо-американских таксодиумов — *T. distichum* и *T. ascendens* (см. таблицу).

Палеокарпологические находки семян и фрагментов шишек *Taxodium* из Пасекова, Светлогорска, Отрадного и Хазельбаха

(табл. IV, *1—6*; рис. 2, *1—4*)

Современные виды *T. distichum* и *T. ascendens* имеют шишки с незначительно оттянутыми шипами и бугорками на чешуях. У *T. mucronatum* шишки более крупные, чешуи с оттянутой верхушкой, у зрелых шишек поверхность несет хорошо выраженные шиповидные бугорки, с мощным центральным шипом. У ископаемого *T. balticum* из Пасекова, Светлогорска, Отрадного и Хазельбаха сильно шиповатые чешуи женских шишек (табл. IV, *1*), близкие по строению к чешуям *T. mucronatum*, по степени выраженности напоминают чешуи женских шишек *Cryptomeria* и *Araucaria*, а ископаемые удлиненные семена (табл. IV, *2*, *3*) напоминают меловой *Taxodiastrum* (Дорофеев, 1979). Из Германии под названием *T. balticum* наряду с отпечатками побегов были описаны также шиповатые чешуи шишек с характерным бугорчатым рельефом края (Mai, Walther, 1978: taf. 14, fig. 1—5) и удлиненные семена (ejused: taf., fig. 6, 7). Фрагменты щитков женских шишек *Taxodium* из Пасекова, исследованные Проскуриным и Викулиным (Викулин и др., 1986; Викулин, 1987а), имеют характерную скульптуру поверхности с дугой шиповидных бугорков на периферической части чешуи и с высоким прямым центральным шипом (табл. IV, *1*; рис. 2, *1—4*). Такая скульптура свойственна также большинству чешуй *T. balticum* из коллекций Светлогорска Калининградской обл. (Дорофеев, 1963, 1976) и Хазельбаха (Mai, Walther, 1978). Среди ископаемых видов сходные чешуи с менее скульптурированной поверхностью имеет *T. tavdense* Dorof. (олигоцен, Тюменская обл.). Оба этих вида Дорофеев справедливо сближал с мексиканским *T. mucronatum* (рис. 2, *3*, *4*), единственным среди современных представителей рода видом, чешуи женских шишек которого имеют острые поверхностные шипы (табл. IV, *4*, *6*). Кроме чешуй женских шишек *T. balticum*, в коллекции из Пасекова имеются вытянутые, клиновидные семена *Taxodium* (табл. IV, *2*, *3*), соответствующие *T. heerii* Dorof., тип которого происходит из олигоцена Отрадного Калининградской обл. Семена из Пасекова 6.5—7.6 × 3.5—4.0 мм, клиновидные, реже овальные. Верхушка закруглена, с небольшой выемкой. Рубчик довольно широкий, книзу несколько сужается, переходит на грань спинки. Внешнее от рубчика ребро широкое, край ровный, слегка приподнимается над рубчиком. Семена из Пасекова довольно сходны с типичными, но несколько мельче, относительно у́же и более уплощены. Среди экземпляров пасековской коллекции обращает на себя внимание одно семя (табл. IV, *3*): узкоклиновидное, удлиненной формы. Его мелкие размеры и характерная форма позволяют сравнивать его с архаичным меловым *Taxodiastrum cretaceum* Dorof. (Дорофеев, 1978).

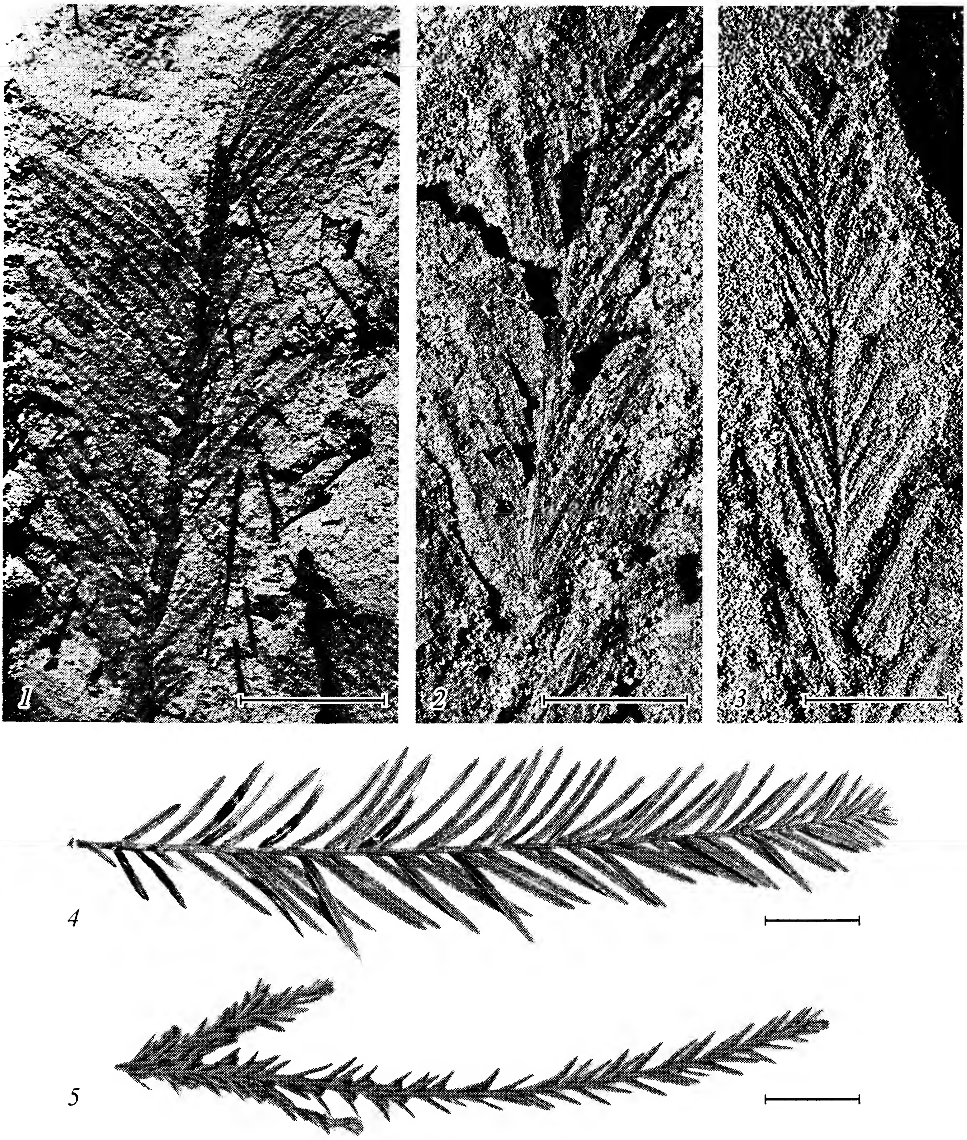

Рис. 2. Укороченные побеги-брахибласты ископаемого и современного *Taxodium*.

1—3 — ископаемый *T. balticum*: *1* — обр. 22, колл. 1392, БИН. Фрагмент побега по морфологии, напоминающего палеогеновый *T. tinajorum*; *2* — обр. 23, колл. 1392, БИН; *3* — обр. 24, колл. 1392, БИН; *4*, *5* — современный *T. mucronatum*, Guadalajara, Mexico, coll. V. Yu. Shalisko: *4* — брахибласт, напоминающий по морфотипу *T. tinajorum*, *5* — брахибласт с чешуевидными листьями. Масштабная линейка — 1 см.

Краткая история изучения *Taxodium balticum*

Дифференциация ископаемых видов *Taxodium* лишь по внешней морфологии побегов практически невозможна. Поэтому большинство таких находок относят обычно к *T. dubium*. Еще один вид — *T. tinajorum* Heer из палеогеновых бореальных флор отличается более крупной хвоей (Борсук, 1956; Буданцев, 1983: табл. 12, фиг. 8.). Своеобразен *T. balticum* из Светлогорска и Отрадного Калининградской обл. (ранний олигоцен): брахибласты в виде отпечатков и фитолейм, а также женские шишки. Необычный вид последних (сильная шиповатость чешуй женских шишек) был основным побудительным мотивом к описанию нового вида (Свешникова, Буданцев, 1960). П. И. Дорофеев (1963) публикует предварительные палеокарпологические данные об этой же флоре Калининградского п-ова, возраст которой он считает раннеолигоценовым. Его статья не сопровождается какими-либо изображениями рассмотренных видов, в том числе и *T. palaeomucronatum* Dorof., nomen nudum. Еще больше запутало вопрос то, что позднее Дорофеев (1976) часть своих материалов из Калининградской обл. описал под названием *Taxodium distichum miocenum*, буквально следуя в этом триномиальном названии О. Гееру (Дорофеев, 1976). К последнему виду были отнесены чешуи женских шишек с характерной шиповатой скульптурой и семена. Другая часть тех же самых материалов была описана под названием *T. palaeomucronatum* Dorof. (Дорофеев, 1963, 1976). Знакомство одного из авторов (С. В.) с калининградскими коллекциями вышеупомянутых авторов, хранящимися в БИН РАН, позволило придти к выводу об идентичности тех и других материалов. Идентичность строения чешуй женских шишек *Taxodium* в данных коллекциях была также подтверждена палеокарпологами К. П. Проскуриным (устное сообщение, 1988) и О. Н. Арбузовой (устное сообщение, 1995). В распоряжении И. Н. Свешниковой, Л. Ю. Буданцева и В. И. Дорофеева в 1950—1970-е годы еще не было полной и абсолютно достоверной таксономической информации и гербария по всем 3 современным видам *Taxodium*. Отсутствовал достоверный гербарий по редким видам *T. ascendens* Brongn. и *T. mucronatum* Ten., поэтому в статье Свешниковой и Буданцева сравнение строения эпидермы листьев проведено лишь с более известным современным видом *T. distichum*. В начале 1980-х годов одному из авторов (С. В.) удалось благодаря содействию Dr. Arthur Cronquist New York Botanical Garden получить очень полные гербарные сборы *T. distichum* и *T. ascendens* из мест произрастания на Юго-Востоке США, которые позднее (в 2000 г.) были дополнены сборами Dr. Ben LePage и гербарными сборами Викулина в 1992, 1997, 1999 в US National Arboretum (Washington D. C.). Дополнительно в 2001—2003 гг. один из авторов настоящей статьи (Шалиско) получил новые интересные материалы из Мексики (Гвадалахара) по третьему современному виду *Taxodium*, редкому мексиканскому *T. mucronatum* Ten. (рис. 1, *3*, *4*; 2, *4*, *5*; табл. III, *1—4*; IV, 4—*6*). Используя название *T. balticum*, Mai, Walther (1978, 1985) описывают остатки *Taxodium* из раннеолигоценовой флоры Хазельбаха в окрестностях Лейпцига. В данной работе были изображены семенные чешуи женских шишек *Taxodium* с характерными для ископаемого вида резко выраженными шипами, семенами и отпечатками веточек. Приведены также микрофотографии эпидермальных препаратов фитолейм листьев. Немецкие авторы отчетливо прослеживают наиболее тесные связи раннеолигоценового таксодиума с современным *T. mucronatum* из богатых древних горных лесов Мексики и Гватемалы, а не с *T. distichum*. Примечательно, что Mai (устное сообщение, 1980) был хорошо знаком как с коллекциями Дорофеева, так и с материалами Свешниковой и Буданцева. Отмечаемое всеми вышеупомянутыми авторами (Свешникова, Буданцев, 1960; Дорофеев, 1963; Mai, Walther, 1978; 1985) наличие шиповатых чешуй у находок раннеолигоценовых *Taxodium* окрестностей Лейпцига, Калининграда, нашло подтверждение и на пасековском материале, представленном большим количеством веточек, семенами и семенными чешуями. Эпидерма листьев пасековского *Taxodium* наиболее близка эпидерме современного полувечнозеленого мексиканского вида *T. mucronatum* из богатых горных лесов Мексики и Гватемалы. Данные видового диагноза, приводимого авторами данного европейского раннетретичного вида (Свешникова, Буданцев, 1960; Свешникова, 1963а), необходимо дополнить стоматографическими и палеокарпологическими сведениями о близости данного таксона к современному центрально-американскому *T. mucronatum*. В соответствии с представлениями Mai, Walther (1978, 1985), *T. balticum* из германских местонахождений эоцена—раннего олигоцена сопоставляется с современным термофильным центрально-американским *T. mucronatum* Ten., распространенным в Мексике и Гватемале (McVaugh, 1943, 1992). Таким образом, для ископаемого вида характерен энциклоцитный стоматотип листьев (табл. II, *1—4*), сильно шиповатые чешуи женских шишек (табл. IV, *1*; рис. 2, *1*, *2*) и необычайно удлиненные семена, напоминающие меловой *Taxodiastrum* Dorof. (Дорофеев, 1979). Более молодые, миоценовые находки *Taxodium*, тяготеют к *T. distichum* и *T. ascendens* и имеют субэнциклоцитный стоматотип.

Taxodium в рецентных и палеогеновых лесных формациях

Местообитания *T. mucronatum* в Центральной Америке представляют большой интерес для палеоботаников, так как моделируют исчезнувшие в Европе полидоминантные древесные лесные мезофитные группировки, состоявшие как из листопадных, так и полувечнозеленых и вечнозеленых элементов. В Мексике *T. mucronatum* входит составной частью в сообщества **bosques de gallería** (галерейные леса). Так обозначаются древесные группировки, развивающиеся вдоль более или менее постоянных рек, ручьев или иных водных систем с текущей водой. Такие смешенные растительные сообщества содержат в своем составе как листопадные, так и полувечнозеленые и вечнозеленые элементы, многочисленные эпифиты. В Мексике данный тип лесов встречается на высотах от 0 до 2800 м над ур. м. Доминируют представители родов: *Platanus*, *Populus*, *Salix*, *Taxodium*, *Astianthus*, *Ficus*, *Bambusa*, *Inga*, *Pachira*, *Acer*, *Alnus*, *Carya*, *Fraxinus* (большое число листопадных элементов). Представители первых 4 родов распространены наиболее широко, однако *Taxodium* не встречается на высотах более 2500 м, *Platanus* и *Populus* имеют весьма нерегулярное распределение на территории Мексики, а *Salix* в большей степени характерен для аридных зон на севере Мексики. *Astianthus*, *Ficus*, *Bambusa*, *Inga*, *Pachira* характерны для областей с жарким климатом, при этом *Astianthus* встречается в областях с длительным периодом засухи, а *Bambusa*, *Inga*, *Pachira* — во влажном климате. *Acer*, *Alnus*, *Carya*, *Fraxinus* встречаются в **bosques de gallería** прохладных северных территорий Мексики, из них наиболее распространен *Alnus*. Древесные представители многих других родов могут также встречаться в **bosques de gallería:** *Celtis*, *Chilopsis*, *Cornus*, *Cupressus*, *Juglans*, *Prosopis*, *Prunus*, *Quercus*, *Tamarix*, *Viburnum* — в холодном и сухом климате; *Bucida*, *Cedrela*, *Chlorophora*, *Coccoloba*, *Enterolobium*, *Guazuma*, *Hasseltia*, *Lonchocarpus*, *Piscidia*, *Pithecellobium*, *Pouteria*, *Tabebubia*, *Trophis* — во влажном и жарком климате (Fernald, 1931; Bredlove, 1973; Graham, 1973, 1999; Rzedowski, 1994).

Палеогеновая ассоциация Taxodium-Nyssa Восточной и Центральной Европы

Фитоценотически ассоциация Taxodium—Nyssa—Sequoia—Glyptostrobus—Protosequoia—Alangium—Rhodomyrtophyllum—Nectandra из позднего эоцена—раннего олигоцена юга Воронежской обл. отличается от растительных группировок Taxodium-Nyssa из современных видов — *T. distichum* и *T. ascendens* юго-востока США, сопровождаемых *Nyssa aquatica*, *N. sylvestris*, *N. sylvatica*, *N. ogeche* (Eyde, Manchester, 1997). Современная ассоциация Taxodium-Nyssa, характерная для юго-востока США, в Мексике и Гватемале не выражена за счет того, что представители этих родов входят ныне в Мексике в состав разных типов растительности. Таким образом, пасековская растительная группировка воспроизводит не рецентные лесные формации **redwood**, bald-cypress (Dismal swamp) или **bosque mesófilo de montaña**, а какие-то особые, восточно-европейские (Криштофович, 1956; Graham, 1973, 1999; Дорофеев, 1976; Mai, Walther, 1978, 1985; Викулин, Пнева, 1986; Викулин, 1978а; Проскурин, Викулин, 1990).

Современная ассоциация Taxodium-Nyssa в Северной Америке

Nyssa в Мексике (Rzedowski, 1994) встречается в составе **bosque mesófilo de montaña** (montane mesophytic forest). D. Breedlove (1973) разделяет данный тип растительности на 3 подтипа: montane rain forest, evergreen cloud forest, pine-oak Liquidambar forest. В составе **bosque mesófilo de montaña** (горный мезофитный лес) из районов Puebla и Hidalgo в Центральной Мексике, совместно с доминирующим элементом этого леса — *Liquidambar styraciflua* — встречаются разнообразные виды *Quercus* (*Q. sororia*, *Q. furfuracea*, *Q. excelsa*, *Q. candicans*, *Q. candolleana*, *Q. trinitatis*, 3 неизвестных вида *Quercus*), а также *Nyssa sylvatica*, *Clethra quercifolia*, *Meliosma alba*, *Carpinus caroliniana*, *Ostrya virginiana*, *Alnus arguta*, *Crataegus pubescens*, *Prunus samydoides*, *Symplocos* aff. *jurgensenii*, лавровое *Phoebe* sp. Высоты составляют 600—2000 м (Miranda, Sharp, 1950). Интересно, что *Nyssa sylvatica* имеет приблизительно такое же распространение в Мексике, как и *Liquidambar styraciflua*. Оба вида имеют разорванный ареал: центр — юг Мексики, Гватемала и другая часть ареала — восточные области США. Ассоциация Taxodium-Nyssa, характерная для юго-востока США, в Мексике и Гватемале не выражена за счет того, что *T. mucronatum* и *Nyssa* входят сейчас в состав разных типов растительности (полевые наблюдения Шалиско, 2001—2003). О дизъюнкции ареала *Nyssa sylvatica* пишет также A. Graham (1999). Этот автор приводит карты аналогичных ареалов *Liquidambar styraciflua*, *Acer* (saccharum group), *Fagus grandifolia*, *Epifagus virginiana*. Обычно такие виды считаются реликтами третичного времени (Fernald, 1931; McVaugh, 1943; Miranda, Sharp, 1950; Graham, 1973, 1999). Аналогична дизъюнкция ареалов у *Taxodium, Acer*, *Alnus*, *Carpinus*, *Carya*, *Cercis*, *Cornus*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Juglans*, *Liquidambar*, *Magnolia*, *Myrica*, *Nyssa*, *Ostrya*, *Platanus*, *Prunus*, *Rhus*, *Smilax*, *Tilia*, *Ulmus*. Близость между флорами юго-восточной Мексики и востока США в основном прослеживается на родовом, а не на видовом уровне, что может свидетельствовать о существенном периоде их взаимной изоляции (Graham, 1999). В Мексике умеренные дождевые леса, аналогичные mixed mesophytic forest Китая (Wang, 1961), непрерывно существуют с учетом некоторой модификации с раннего—среднего эоцена, когда они распространились к северу в области центральной Калифорнии, Орегона, Вайоминга, Колорадо, а также и в Аппалачский р-н, когда климат был прохладнее и данные леса преобладали на возвышенностях (Axelrod, 1975). Именно падение температур, последовавшее в олигоцене, уничтожило многочисленные широколиственные вечнозеленые формы на Востоке США, оставив обедненный, с преобладанием листопадных форм лес в низинах, среди которых характерны аппалачские мезофитные виды *Acer*, *Carpinus*, *Carya*, *Cercis*, *Cornus*, *Fagus*, *Hamamelis*, *Ilex*, *Liquidambar*, *Myrica*, *Nyssa*, *Ostrya*, *Prunus*, *Tilia* (Axelrod, 1975).

Taxodium balticum в ранне-третичных флорах Центральной и Восточной Европы

Ископаемый вид *T. balticum* известен из поздне-эоценовых/раннеолигоценовых флор: 1) Германии: верхний эоцен, Haselbah Flubsande, Klausa, Profen; нижний олигоцен, Tagebau Borna — ost, Tagebau Peres, Tagebau Schleenhain, Tagebau Profen., 2) России: Калининградского п-ова, Калининградская обл. и Пасекова, юг Средне-Русской возвышенности. В этих флорах с *Taxodium balticum* имеются виды *Apocynophyllum* (*A. firmum* (Heer) Sveshn. et Budants., *A. helveticum* Heer), близкие виды листопадных *Nyssa* и верескового *Epacridicarpum rossicum* Proskurin et Vikulin (*Ericales*) (Проскурин, Викулин, 1990; Vickulin, 1996c, d; 1998a—c; 1999a, b; Викулин, 2002). По сравнению с эоценовыми растительными группировками Германии и Восточной Европы, где основными эдификаторами были вечнозеленые цельнокрайнолистные дубы, кастанопсисы, другие архаичные буковые, многочисленные лавровые, мирзиновые и хвойные архаичного облика (*Dolichostrobus*, *Araucarites*), растительные группировки позднего эоцена—раннего олигоцена (пасековско—хазельбахского типа) представляют качественно иной тип. Они возникли в связи с отступанием моря в раннем олигоцене. Это были таксодиево-ниссовые болота с обилием вечнозеленых видов и с усилившимся по мере усиления похолодания к концу олигоцена теплоумеренным элементом (*Sorbus*, *Populus*, *Acer*). Группировка *T. balticum* и верескового *Epacridicarpum* представляет частный случай наиболее древнего варианта ассоциации *Taxodium—Nyssa—Alangium*, которая позднее широко развилась по всей Европе в олигоцене и раннем миоцене. Весьма своеобразные пасековский *T. balticum* и *Epacridicarpum* уходят своими корнями в недра раннекайнофитовых и меловых форм (Дорофеев, 1975; Проскурин, Викулин, 1990). Самые древние находки шиповатых чешуй *Taxodium* известны из эоцена Германии (Mai, Walther, 1978, 1985), причем этот вид может быть определен и по дисперсным кутикулам благодаря особому энциклоцитному стоматотипу листьев, характерному как для *T. mucronatum*, так и для *T. balticum* (Викулин, 1987a). Таким образом, наличие общих видов (архаичных *Taxodium*, *Epacridicarpum*, *Apocynophyllum* — Knobloch, Mai, 1986) с отчетливым позднемеловым родством свидетельствует о сильных западно-центрально-европейских связях прибалтийских и Средне-Русских позднеэоценовых—раннеолигоценовых флор.

Благодарности

Авторы признательны члену-корреспонденту, доктору биологических наук Л. Ю. Буданцеву и кандидату биологических наук И. А. Ильинской за ценные замечания в ходе работы над статьей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борсук М. О. Палеогеновая флора Сахалина (конгломератной и нижнедуйской свит). М., 1956. 132 с.

Буданцев Л. Ю. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л., 1983. 156 с.

Буданцев Л. Ю. Ранние этапы формирования и расселения умеренной флоры Бореальной области. Л., 1986. 60 с.

Буданцев Л. Ю. Позднеэоценовая флора Западной Камчатки // Тр. БИН РАН. 1997. Вып. 19. 115 с.

Викулин С. В. О раннеолигоценовой флоре Пасекова (юг Среднерусской возвышенности) // Бот. журн. 1987а. Т. 72. № 2. С. 146—154.

Викулин С. В. Новый вид рода *Erythrobalanus* (*Fagaceae*) в раннеолигоценовой флоре села Пасеково (юг Среднерусской возвышенности) // Бот. журн. 1987б. Т. 72. № 4. С. 518—522.

Викулин С. В. Палеогеновые флоры Тима и Пасекова (юг Среднерусской возвышенности): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1987в. 18 с.

Викулин С. В. О западных и восточных связях позднеэоценовой флоры Тима (юг Среднерусской возвышенности) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 7. С. 920—928.

Викулин С. В. О западных и восточных связях палеогеновых флор Русской равнины // Криштофовические чтения. Л., 1991. Вып. 2. С. 89—97.

Викулин С. В. Первая находка рода *Rhodomyrtophyllum* (*Myrtaceae*) в палеогене Восточной Европы // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 9. С. 27—37.

Викулин С. В., Громыко Д. В., Проскурин К. П. Новые данные о раннеолигоценовой флоре с. Пасеково // Тр. 1 молод. конф. ботаников г. Ленинграда. Л., 1986. Ч. 3. С. 159—174. (Деп. в ВИНИТИ 25.09.1986; № 6847-В).

Викулин С. В., Жилин С. Г. Структурно сохранившиеся олиственные побеги *Glyptostrobus* (*Taxodiaceae*) из Кайдагульской свиты Тургая (Центральный Казахстан) // Топорковские чтения. Рудный (Казахстан), 1997. Вып. 3. С. 217—219.

Викулин С. В., Жилин С. Г., Яковлева О. В. Строение наружной клеточной стенки вымерших растений как показатель определенных экологических условий // Палеонтология на рубеже столетий (к 80-летию Палеонтологического общ-ва). 47 сессия (29 January—2 February 1996). СПб., 1996. С. 16—17.

Викулин С. В., Пнева Г. П. Nyssa zhilinii — новый третичный вид из флоры Пасеково и Ашутаса // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 9. С. 1266—1270.

Горбунов М. Г. Третичная система: третичная флора: семейство *Taxodiaceae* // Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири. М., 1955. Т. II. С. 217—218.

Громыко Д. В. Сравнительно-анатомическое исследование древесины семейства *Taxodiaceae* // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 7. С. 898—906.

Дорофеев П. И. О третичной флоре г. Светлогорска Калининградской области // ДАН СССР. 1963. Т. 152. № 4. С. 983—984.

Дорофеев П. И. К истории рода *Glyptostrobus* Endl. // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 1. С. 3—13.

Дорофеев П. И. К систематике некоторых *Taxodiaceae* // Палеонтол. журн. 1975. Т. 75. № 1. С. 105—116.

Дорофеев П. И. К систематике третичных *Taxodium* // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 10. С. 1364—1373.

Дорофеев П. И. О семенах меловых хвойных // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 3. С. 305—317.

Зосимович В. Ю., Михелис А. А. Граница верхнего эоцена и олигоцена в области Киевского Приднепровья по палинологическим данным // Докл. АН УССР. Сер. Б. 1979. № 9. С. 698—701.

Ильинская И. А., Яковлева О. В., Викулин С. В. О ложноволнистом очертании антиклинальных стенок эпидермальных клеток у представителей *Juglandaceae* и *Myrtaceae* // Тр. Междунар. конф. анат. морфол. растений, посвящ. 150-летию И. П. Бородина. СПб., 1997. С. 65—66.

Мирославов Е. А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л., 1974. 120 с.

Нестерович Н. Д., Дерюгина Т. Ф. Морфологоанатомическое строение листа (хвои) *Taxodium distichum* (L.) Rich. // Докл. АН Белорусск. ССР. 1984. Т. 28. № 10. С. 925—927.

Никитин П. А. Плиоценовые и четвертичные флоры Воронежской области. М.; Л., 1957. 206 с.

Проскурин К. П., Викулин С. В. Новый вид *Epacridicarpum rossicum* (*Epacridaceae*) из раннеолигоценовой флоры села Пасекова Воронежской области // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 2. С. 215—220.

Свешникова И. Н. Семейство *Taxodiaceae* Neger, 1907 // Основы палеонтологии: голосеменные и покрытосеменные. М., 1963а. С. 280—290.

Свешникова И. Н. Определитель современных и ископаемых представителей *Sciadopityaceae* и *Taxodiaceae* по эпидерме листьев // Тр. БИН АН СССР. Сер. Палеоботаника. 1963б. Вып. 4. С. 207—237.

Свешникова И. Н. Позднемеловые хвойные Советского Союза. I. Ископаемые хвойные Вилюйской синеклизы // Тр. БИН АН СССР. Сер. Палеоботаника. 1967. Вып. 3. С. 177—203.

Свешникова И. Н. Метод изучения эпидерм листьев хвойных на сканирующем электронном микроскопе // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 8. С. 1168—1171.

Свешникова И. Н., Буданцев Л. Ю. Третичная флора Калининградского полуострова. III // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 6. С. 871—875.

Семенов В. П. Палеоген Воронежской антеклизы. Воронеж, 1965. 278 с.

Семенов В. П. Палеогеновая система // Геология, гидрогеология и железные руды бассейна Курской магнитной аномалии. Т. 1. Геология. Кн. 2. Осадочный комплекс. М., 1972. С. 202—229.

Тарбаева В. М. Структура семян и семенной кожуры у *Taxodiaceae* // Бюл. ГБС. 1994. Т. 169. С. 147—152.

Шмальгаузен И. Ф. Материалы к третичной флоре юго-западной России // Зап. Киев. общ-ва естествоиспыт. 1884. Т. 7. Вып. 2. С. 289—432.

Alvin K. L. The study of fossil leaves by SEM // Scanning Electron Microsopy. 1970. Vol. 3. P. 121—218.

Alvin K. L., Boulter M. C. A controlled method of comparative study of taxodiaceous leaf cuticles // Bot. J. Linn. Soc. 1974. Vol. 69. N 4. P. 277—286.

Axelrod A. D. Evolution and biogeography of Madrean-Tethyan sclerophyll vegetation // Ann. Miss. Bot. Garden. 1975. Vol. 62. N 2. P. 280—334.

Aulenback K. R., LePage B. Taxodium wallisii sp. nov.: first occurrence of *Taxodium* from Upper Cretaceous // Int. J. Plant Sci. 1988. Vol. 159. N 2. P. 367—390.

Bandulska A. A preliminary paper on the cuticular structure of certain dicotyledonous and coniferous leaves from the Middle Eocene flora of Bournemouth // Bot. J. Linn. Soc. London. 1923. Vol. 46. P. 241—269.

Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: Systematic applicability and evolutionary aspects // Nordic J. Bot. 1981. Vol. 1. N 3. P. 345—354.

Barthlott W. Scanning electron microscopy of the epidermal surface in plants // Scanning electron microscopy (SEM) in taxonomy and fuctional morphology. Syst. Ass. Specical. Oxford, 1990. Vol. 41. P. 69—83.

Becker A., Winter K.-U., Meyer B. et al. MADS-box gene diversity in seed plants 300 million years ago // Mol. Biol. Evol. 2000. Vol. 17. N 10. P. 1425—1434.

Boulter M. C. Lignified guard cell thickenings in the leaves of some modern and fossil species of *Taxodiaceae* (*Gymnospermae*) // Biol. J. Linn. Soc. 1970. Vol. 2. P. 41—46.

Boulter M. C. Fine details of some fossil and recent conifer leaf cuticles // Scanning electron microscopy. London and New York, 1971. P. 211—236.

Bredlove D. E. The phytogeography and vegetation of Chiapas (Mexico) // Vegetation and vegetational history of northern Latin America. Elsevier, Amsterdam, 1973. P. 149—165.

Brunsfeld S. J., Soltis P. S., Soltis D. E. et al. Phylogenetic relationships among the genera of *Taxodiaceae* and *Cupressaceae*: evidence from rbcL sequences // Syst. Bot. 1994. Vol. 19. N 2. P. 253—262.

Chaw S-M., Zharkikh A., Sung H. M. et al. Molecular phylogeny of extant gymnosperms and seed plant evolution: analysis of nuclear 18s rRNA sequences // Mol. Biol. Evol. 1997. Vol. 14. N 1. P. 56—68.

Cross G. L. A note on the morphology of the deciduous shoot of *Taxodium distichum* // Bull. Torrey Bot. Club. 1939. Vol. 66. N 3. P. 167—172.

Cross G. L. Development of the follage leaves of *Taxodium distichum* // Am. J. Bot. 1940. Vol. 27. N 7. P. 471—482.

Cross G. L. The structure and development of the apical meristem in the shoots of *Taxodium distichum* // Bull. Torrey Bot. Club. 1939. Vol. 66. N 7. P. 431—452.

Cutler D. F., Alvin K. L., Price C. E. The plant cuticle // Publ. Linn. Soc. London, 1982. Symp. Ser. N 10. Acad. Press. London and New York. 461 p.

Eyde R. H., Manchester S. R. Fossil record and ecology of *Nyssa* (*Cornaceae*) // Bot. J. 1997. Vol. 63. N 2. P. 97—123.

Fernald M. L. Specific segregations and identities in some floras of eastern North America and the Old World // Rhodora. 1931. Vol. 33. P. 25—63.

Florin R. The distribution of conifer and taxad genera in time and space // Acta Horti Berg. 1963. Bd 20. N 4. S. 121—312.

Gadek P. A., Alpers D. L., Heslewood M. M., Quinn C. J. Relationships within *Cupressaceae* sensu lato: a combined morphological and molecular approach // Am. J. Bot. 2000. Vol. 87. N 7. P. 1044—1057.

Graham A. History of the arborescent temperature element in the northern latin american biota // Vegetation and vegetational history of northern Latin America. Amsterdam etc., 1973. P. 301—314.

Graham A. Late Cretaceous and Cenozoic history of northern american vegetation, north of Mexico. Oxford, 1999. 350 p.

Hart J. A. A cladistic analysis of conifers: preliminary results // J. Arnold Arbor. 1987. Vol. 68. P. 269—307.

Hart J. A., Price R. A. The genera of *Cupressaceae* (including *Taxodiaceae*) in the southeastern United States // J. Arnold Arboretum. 1990. Vol. 71. P. 275—322.

Hida M. The comparative study of *Taxodiaceae* from the standpoint of the development of the cone scale // Bot. Mag. (Tokyo). 1957. Vol. 70. P. 44—51.

Hilu K. W., Liang H. The matK gene: sequence variation and application in plant systematics // Am. J. Bot. 1997. Vol. 84. N 6. P. 830—839.

Kaeiser M. Microstructure of the wood of three species of *Taxodium* // Bull. Torrey Bot. Club. 1953. Vol. 80. N 5. P. 415—418.

Kerp H. The study of fossil gymnosperms by means of cuticular analysis // Palaios. 1990. Vol. 5. N 6. P. 548—569.

Kerp H., *Krings M.* Light microscopy of epidermis // Fossil plants and spores: modern techniques / Ed. by T. P. Jones, N. P. Rowe. London, 1999. P. 52—56.

Knobloch E., *Mai D.-H.* Monographie der Fruchte und Samen in der Kreide von Mitteleuropa // Rozpr. Ustr. Ust. Geol. 1986. Sv. 47. S. 1—219.

Kräusel R., *Weyland H.* Kritische Untersuchungen zur Kutikularanalyse tertiärer Blätter I. // Palaeontographica, Abt. B. 1950. Bd 91. H. 1—4. S. 7—92.

Kusumi J., *Tsumura Y.*, *Yoshimaru H.*, *Tachida H.* Phylogenetic relationships in *Taxodiaceae* and *Cupressaceae* sensu stricto based on matK gene, chlL gene, trnL-trnF IGS region, and trnL intron sequences // Am. J. Bot. 2000. Vol. 87. N 10. P. 1480—1488.

Kvaček Z. Towards nomenclatural stability European tertiary conifers // N. Jb. Geol. Paläont. Mh. Stuttgart 1976. H. 5. S. 284—300.

Leng Qin, *Yang Hong*, *Yang Qun*, *Zhou Jianping*. Variation of cuticle micromorphology of *Metasequoia glyptostroboides* (*Taxodiaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 2001. Vol. 136. N 2. P. 207—219.

Linsbauer K. Die Epidermis. Hanbuch der Pflanzenanatomie. 1. Abteilung. 2. Teil: Histologie. Berlin, 1930. Bd 4. 284 S.

Ma Qing-wen, *Gu Feng-qi*. Comparative studies on morphological features of some genera in *Taxodiaceae* // Chin. Bull. Bot. 2000a. N 17 (Special issue). P. 161—164.

Ma Qing-wen, *Xu Jing-xian*, *Wang Yu-fei*, *Li Cheng-sen*. First evidence of *Sequoia* in the Miocene of Yunnan Province, China // Acta Bot. Sin. 2000b. Vol. 42. N 4. P. 438—440.

Mai D. H. Tertiare vegetationsgeschichte Europas. Jena, 1996. 691 S.

Mai D. H., *Walther H.* Die Floren der Haselbacher Serie im Weiselster-Becken (Bezirk Leipzig, DDR) Randgebiete // Abhandl. Staatl. Mus. Mineral. Geol. Dresden, 1978. Bd 28. S. 1—101.

Mai D. H., *Walther H.* Die obereozänen Floren des Weißelster-Beckens und seiner Randgebiete // Abhandl. Staatl. Mus. Mineral. Geol. Dresden, 1985. Bd 33. S. 1—176.

McVaugh R. The vegetation of the granitic flat-rocks of southeastern United States // Ecol. Monogr. 1943. Vol. 13. P. 120—166.

McVaugh R. Taxodiaceae // Flora Novo-Galiciana. Gymnosperms and Pteridophytes. Michigan. 1992. Vol. 17. P. 104—106.

Miranda F., *Sharp A. J.* Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of eastern Mexico // Ecology. 1950. Vol. 31. P. 313—333.

Neufeld H. S. Ecophysiological implications of tree architecture for two Cypress taxa, *Taxodium distichum* (L.) Rich. and *T. ascendens* Brongn. // Bull. Torrey Bot. Club. 1986. Vol. 113. N 2. P. 118—124.

Neufeld H. S. Effects of light on growth, morphology, and photosynthesis in Baldcypress (*Taxodium distichum* (L.) Rich.) and Pondcypress (*T. ascendens* Brongn.) seedlings. Bull. Torrey Bot. Club. 1983. Vol. 110. N 1. P. 43—54.

Page C. N. Coniferophytina // The families and genera of vascular plants. Pteridophytes and gymnospers. Berlin, 1990. Vol. 1. P. 282—361.

Phillips E. W. J. The identification of coniferous woods by their microscopic structure // Bot. J. Linn. Soc. 1941. Vol. 59. N 343. P. 259—320.

Pole M. Late Cretaceous macrophloras of eastern Otago, New Zealand: Gymnosperms // Austral. Syst. Bot. 1995. Vol. 8. N 6. P. 1067—1106.

Price R. A., *Lowenstein J. M.* An immunological comparison of the *Sciadopityaceae*, *Taxodiaceae*, and *Cupressaceae* // Syst. Bot. 1989. Vol. 14. N 2. P. 141—149.

Rzedowski J. Vegetación de México. México, 1994. 432 p.

Schlarbaum S. E., *Johnson L. C.*, *Tsuchiya T.* Chromosome studies of *Metasequoia glyptostroboides* and *Taxodium distichum* // Bot. Gaz. 1983. Vol. 144. N 3. P. 559—565.

Schmalhausen J. Beiträge zur Tertiärflora sud-west Russlands // Palaeontol. Abhandl. 1883. Bd 1. H. 4. S. 285—336.

Soltis P. S., *Soltis D. E.*, *Smiley Ch. J.* An rbcL sequence from a Miocene *Taxodium* (Bald Cypress) // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1992. Vol. 89. N 1. P. 449—451.

Stace C. A. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot. 1965. Vol. 4. N 1. P. 1—78.

Stace C. A. The use of epidermal characters in phylogenetic considerations // New Phytol. 1966. Vol. 65. P. 304—318.

Stace C. A. Plant taxonomy and biosystematics. 2nd ed. London, 1989.

Stefanovic S., *Jager M.*, *Deutsch J.* et al. Phylogenetic relationships of conifers inferred from partial 28S rRNA gene sequences // Am. J. Bot. 1998. Vol. 85. N 5. P. 688—697.

Stockey R. A., *Frevel B. J.* Cuticle micromorphology of Prumnopitys Philippi (*Podocarpaceae*) // Int. J. Plant Sc. 1997. Vol. 158. N 2. P. 198—221.

Takaso T., *Tomlinson P. B.* Cone and ovule ontogeny in *Taxodium* and *Glyptostrobus* (*Taxodiaceae — Coniferales*) // Ann. J. Bot. 1990. Vol. 77. N 9. P. 1209—1221.

Vickulin S. V. New London clay-type flora from the middle-Russian upland, European Russia // Abstr. 5th Quadrennial Conf. Int. Org. of Paleobot. Santa Barbara, USA, 1996a. P. 106.

Vickulin S. V. Does Eocene seagrass leaf cuticular ultrastructure demonstrates features of land plants? // Abstr. 5th Quadrennial Conf. Intern. Org. of Paleobot. Santa Barbara, USA, 1996b. P. 107.

Vickulin S. V. Evolution of paleogene angiosperms in European Russia from the perspective of fossil leaves micromorphology // Abstr. 5th Quadrennial Conf. Intern. Org. of Paleobot. Santa Barbara, USA, 1996c. P. 107.

Vickulin S. V. Evolution of paleogene flowering plants in the european Russia from the viewpoint of fossil leaf micromorphology // Mem. Conf. dedicated to Vsevolod Andreevich VAKHRAMEEV. Abstr. and Proc. Moscow, 1996d. P. 24.

Vickulin S. V. How environmental conditions are reflected in the ultrastructure of water adapted xeromorphic monocot from Palaeogene of western Russian plain // Тр. междунар. конф. анатом. и морфол. раст. СПб., 1997. С. 236—237.

Vickulin S. V. The Eocene and Early Oligocene floras of Russian plain and their relation to palaeofloras of Central and Western Europe // Abstr. 5th European Palaeobot. Palynol. Conf. Cracow, Poland. 1998. P. 194.

Vickulin S. V. Excellent preservation of mummified leaves of *Phodomyrtophyllum* (*Myrtaceae*) in the brown coal deposit of Pasekovo (Middle Russian Upland) and some aspects of evolution of the angiosperm's leaf epidermal pattern // Abstr. 5th European Palaeobot. Palynol. Conf. Cracow, Poland. 1998b. P. 195.

Vickulin S. V. The Eocene and early Oligocene floras of Russian plain and their relation to palaeofloras of Central and Western Europe // Пробл. бот. на рубеже XX—XXI вв.: Тез. докл. II(X) съезда РБО. СПб., 1998c. Т. 2. С. 233.

Vickulin S. V. Systematic and morphological implications using SEM for epidermal patterns in *Halophila thouars* (*Hydrocharitaceae*) // Пробл. бот. на рубеже XX—XXI вв.: Тез. докл. II(X) съезда РБО. СПб., 1998d. Т. 1. С. 22.

Vickulin S. V. INTERNET: © Sergei Vickulin 1998 e. Micscape Image of the Month: August 1998 // Microscopy UK Front Pape // http://micscape.simplenet.com/mag/artaug98/augimg.3.html SEM image showing the surface detail of a very remarkable leaf!

Vickulin S. V. Palaeogene leaf compressions of myrtaceous affinity from Pasekovo, Middle Russian Upland, southern European Russia // Bot. J. Linn. Soc. London. 1999a. Vol. 131. N 1. P. 65—98. Article ID: bojl. 1999.0241, available online at http://www.idealibrary.com

Vickulin S. V. The Eocene and Early Oligocene floras of Russian plain and their relation to palaeofloras of Central Europe // Acta Palaeobot. Suppl. 2. 1999b. P. 429—445.

Vickulin S. V. Systematic and morphological implications using SEM for epidermal patterns in *Halophila seagrass* // Abstr. XVI Int. Bot. Congr. Missouri, USA. 1999c. Abstract number: 652.

Vickulin S. V. Ultrastructural and micromorphological studies of fossil cuticles from the Tertiary of Russia and some allied territories of the former Soviet Union // The Sixth Quadrennial Conf. of the Int. Org. of Paleobot., I. O. P. C. — VI, 2000a. China.

Vickulin S. V. New data on *Taxodium*, *Sequoia*, *Protosequoia* and *Glyptostrobus* (leaf cuticles, seeds and pollen) from the Upper Eocene of Central Russia // The Sixth Quadrennial Conf. of the Int. Org. of Paleobot. I. O. P. C. — VI, 2000b. China.

Vickulin S. V., Zhilin S. G. Evolutionary and stratigraphical significance of the *Taxodiaceae* transitional taxa from the Cretaceous to Paleogene floras of FSU // Proc. 5th Intern. Bot. Congr. Yokohama, Japan, 1993a. P. 4.

Vickulin S. V., Zhilin S. G. The scanning electron microscope study of stomatal-complex configuration in *Cupressaceae* and its implications to transitional species from Cretaceous to Tertiary // Proc. 5th Int. Bot. Congr. Yokohama, Japan, 1993. P. 5.

Vickulin S. V., Zhilin S. G., Frumina S. I., Kortshagina I. A. Phylogenetic and systematic significance of taxodiaceous anatomically preserved seeds from the Cretaceous to the Paleogene floras of FSU // Abstr.: International task force on mesozoic coniferous woods. Proc. Fifteenth Int. Bot. Congr. Yokohama, Japan. 1993. P. 5.

Vickulin S. V., Zhilin S. G., Potapova Ya. Yu. Leaf whorls of *Cupressaceae* in the Maastrichtian of the Central Kazakhstan // Paleontol. J. (Translation of Russian Paleontol. Zhurn.). 1995. Vol. 29. N 1A. U. S. edition. 1995a. P. 185—193.

Vickulin S. V., Zhilin S. G., Yakovleva O. V., Phillips R. C. Early Oligocene seagrass zosteroid leaves from the western part of the Russian Plain // Бот. журн. 1995b. Т. 80. № 1. С. 3—10.

Vickulin S. V., Zhilin S. G. New find of isolated shoots of *Glyptostrobus* (*Taxodiaceae*) in the Bolattam beds of Turgay (Kazakhstan) // Mem. Conf. dedicated to Vsevolod Andreevich VAKHRAMEEV. Abstr. and Proc. Moscow, 1996. P. 25.

Vickulin S. V., *Yakovleva O. V.* Leaf micromorphology and anatomy of palaeogene, 41 Myr *Rhodomyrthophyllum* (*Myrtaceae*) from brown coal flora of Pasekovo, Voronesh oblast' // Тез. докл. II(X) съезда РБО. Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI вв. СПб., 1998. Т. 1. С. 22.

Vickulin S. V., *Menez E. G.*, *Yakovleva O. V.* Leaf micromorphology of *Halophila* (*Hydrocharitaceae*) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 7. С. 80—88.

Vickulin S. V., *Ben A. LePage*, *Shalisko V. Y.*, *Servando Carvajal.* Early Tertiary *Taxodium* Rich. (*Taxodiaceae*) from Eurasia: comparative morphological and sequence analyses using nearest living relatives from North America // Avances en la investigacion cientifica en el CUCBA — 2002. XIII Semana Nacional de la Investigation Cientifica / Ed. by Servando Carvajal. Jalisco, Mexico, 2002. P. 273—275. http://www.cucba.udg.mx.

Vickulin S. V., *Ma Qing-Wen W.*, *Zhilin S. G.*, *Li Cheng-Sen.* On cuticular compressions of *Glyptostrobus europaeus* (*Taxodiaceae*) from Kaydagul Formation (Lower Miocene) of the Central Kazakhstan // Acta Bot. Sin. 2003. Vol. 45. N 6. P. 673—680.

Tsumura Y., *Tomaru N.*, *Suyama Y.*, *Bacchus S.* Genetic diversity and differentiation of Taxodium in the south-eastern United States using cleaved amplified polymorphic sequences. Heredity. 1999. Vol. 83. P. 229—238.

Walther H. Invasion of arcto-tertiary elements in the palaeogene of Central Europe // Cenozoic plants and climates of the Arctic / Ed. by M. C. Boulter, H. C. Fisher. NATO ASI Series. 1994. N 127. P. 239—250.

Wang C. W. The forests of China with a survey of grassland and desert vegetation // Maria Moors Cabot Foundation. Cambridge, 1961. Publ. N 5. 313 p.

Watson F. D. The nomenclature of pondcypress and baldcypress (*Taxodiaceae*) // Taxon. 1985. Vol. 34. N 3. P. 506—509.

Watson R. W. The effect of cuticular hardening on the form of epidermal cells // New Phytologist. 1942. Vol. 41. N 4. P. 223—229.

Wilkinson H. P. The plant surface (mainly leaf). Part 1: Stomata // Anatomy of the dicotyledons / Ed. by C. R. Metcalfe, L. Chalk. Oxford, 1979. P. 97—167.

Zalewska Z. Flora kopalna Turowa. *Taxodiaceae* // Prace Museum Ziemi. 1959. N 3. S. 65—128.

SUMMARY

The principal palaeofloristic Taxodiaceous component — *Taxodium balticum* — of the Late Eocene / Early Oligocene flora of Pasekovo, the Southern European Russia (49°45′ N; 39°48′ E) is discussed. More than 50 plant specimens of Mexican *Taxodium mucronatum* affinities, predominantly leaf/shoot compression with finely preserved cuticles, seeds, cone scales, and fragments of woods/trunks are found in Pasekovo brown coal quarry outcrops. The comparison of Pasekovian Taxodiaceous specimens showed a significant similarity of their macro- and micro-morphological composition with those of *T. balticum* from either Svetlogorsk/Otradnoe locality in Kaliningrad Region (Baltic coastal outcrops) and Early Oligocene locality of Haselbah, Germany. Evolutionary trends within the modern Nearest Living Relatives — *T. distuchum*, *T. ascendens*, *T. mucronatum* and fossil *Taxodium* species are discussed in terms of leaf-surface micromorphology and palaeocarpology. The relations between *T. dubium* and *T. balticum* seem to represent an evolutionary line, in which the Palaeogene *T. balticum* with distinct protrusions on the cone scales developed through intermediate stages into Neogene *T. dubium*, which corresponds to *T. distuchum*.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.32 : 581.526 (212.3)

© Л. В. Бардунов,[1] А. Н. Васильев[2]

ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП МХОВ ВО ФЛОРЕ ТАЙГИ

L. V. BARDUNOV, A. N. VASILJEV. WAYS OF FORMATION OF THE MOSS ECOLOGICAL GROUPS IN THE TAIGA FLORA

[1] Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
664033 Иркутск-33, ул. Лермонтова, 132
Факс (3952) 51-07-54
E-mail: herbar@sifibr.irk.ru
[2] Красноярский государственный педагогический университет им. В. П. Астафьева МО и НРФ
660049 Красноярск, ул. А. Лебедевой, 89
Факс (3912) 22-28-92
E-mail: vasiljev@kspu.ru

Поступила 05.04.2004
Окончательный вариант получен 25.10.2004

Рассмотрены возможные пути формирования экологических групп бриофлоры тайги: эпифитов, эпиксилов, пионеров зарастания участков обнаженного грунта, мохообразных, поселяющихся на отдельных камнях либо в напочвенном покрове. Особое внимание уделено напочвенному моховому покрову, который рассматривается как новообразование, возникшее непосредственно в тайге благодаря переходу на очень затененную, не имевшую растений почву в хвойном лесу ряда скальных видов.

Ключевые слова: бриофиты, экологические группы бриофлоры, тайга, Сибирь.

Вопросы становления бриофлоры тайги рассмотрены нами на основе анализа материалов, полученных при изучении бриофлоры тайги Сибири. Мы полагаем, однако, что выявленные при этом закономерности и тенденции имеют более широкое значение.

Территориально и во времени предшественником тайги были широколиственные и смешанные (хвойно-широколиственные) леса. Как отмечает М. Г. Попов (1957: с. 21), «Флора тайги формировалась главным образом за счет флоры пребореального лиственного леса». Имелась в виду флора сосудистых растений, однако приведенное утверждение в полной мере относится и к мохообразным. И бриофлора тайги несет на себе явственный отпечаток бриофлоры смешанных лесов.

Бриофиты в тайге, как и во всяком лесу, образуют несколько экологических групп, связанных с определенными местообитаниями. Это — эпифиты (стволы и ветви деревьев и кустарников), эпиксилы (гниющая древесина), эпигеиды (почва), пионеры зарастания участков обнаженного субстрата и, наконец, виды, поселяющиеся на отдельных камнях. Большинство видов не ограничено одним каким-то местообитанием, а встречается хотя бы на двух, а нередко и на нескольких. Однако по настоящему массовым большинство видов бывает, как правило, лишь на одном местообитании.

Мы попытались проследить, как происходило формирование видового состава этих групп таежных бриофитов, имея в виду, что источником их во всех случаях были соответствующие группы неморальных бриофитов.

Ведущим фактором при формировании тайги была возросшая суровость климата и, значит, ведущим процессом при формировании таежной бриофлоры — отбор наиболее холодостойких неморальных видов. Кроме отбора наиболее холодостойких видов, важную роль играл переход видов на другие местообитания, освоение этих местообитаний и, в меньшей мере, — возникновение новых видов.

Климатические факторы в лесу действуют на мохообразные опосредованно. А. И. Толмачев (1954: с. 69) писал в этой связи: «растения, обитающие под пологом тайги..., освобождены от прямого контакта с внешним климатом в его непреобразованном виде». Хотя он имел в виду тайгу, несомненно, высказанная мысль справедлива для леса вообще. Изменения климата оказались поэтому для лесных бриофитов менее губительными, чем для бриофитов открытых участков. Это обеспечило высокую степень преемственности при формировании таежной бриофлоры.

Рассмотрение возможных путей становления таежной бриофлоры начнем с эпифитов.

Эпифиты. В суровых климатических условиях, в которых сформировалась и существует тайга, они могут зимовать только в условиях покрытия снегом. Специальные наблюдения, проведенные одним из авторов на юге Сибири, показали, что большинство встречающихся в тайге эпифитов зимует под снегом (Бардунов, 1978). И хотя в лесу (в тайге) снег лежит и на деревьях и подчас довольно высоко, это обстоятельство сильно ограничивает возможности развития таежной эпифитной бриофлоры. И, прежде всего, оно делает невозможным существование свисающих форм, подобных *Leucodon pendulus* Lindb., *Boulaya mittenii* (Broth.) Card., или свисающих лишайников из рода *Usnea* Wigg. emend. Ach. Такие формы есть в смешанных лесах. В тайге они исчезли. Исчезли и почти все виды, имеющие крупные размеры. Одна часть их вообще исчезла с территории Сибири, другая же полностью или почти полностью перешла на другое лесное местообитание, превратившись из эпифитов в эпилиты, — со стволов деревьев они перешли на поверхность камней на скалах и скалистых обнажениях, что обеспечило им зимовку под снегом. Наиболее ярко это проявилось у видов *Leucodon sciuroides* (Hedw.) Schwaegr., *Anomodon minor* subsp. *integerrimus* (Mitt.) Iwats., *Anomodon attenuatus* (Hedw.) Hueb., имеющих крупные размеры. В широколиственных и хвойно-широколиственных лесах это эпифиты—эпилиты, преимущественно эпилиты. В условиях тайги они стали почти исключительно (*Leucodon sciuroides*) или исключительно (оба вида рода *Anomodon*) эпилитами (Васильев, 1975; Бардунов, 1978).

Сохранялись виды, имеющие мелкие размеры тела или образующие плотно прижатые к субстрату дерновинки, т. е. такие, которые могли быть укрыты снегом даже на стволах деревьев. Со временем сформировались и свои таежные виды эпифитов (примерами могут служить *Dicranum fragilifolium* Lindb., *Eurhynchium pulchellum* (Hedw.) Jenn.). Но их мало и большой роли в эпифитной таежной флоре они не играют. Преобладало освоение таежными видами эпифитного местообитания без изменения видового статуса. Так, широкое распространение в качестве эпифитов приобрели *Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst. и *Thuidium philibertii* Limpr. Основу эпифитной таежной бриофлоры составляют неморальные виды. К таковым можно отнести *Pylaisia polyantha* (Hedw.) Schimp. in B. S. G., *Orthotrichum speciosum* Nees, *Plagiomnium cuspidatum* (Hedw.) T. Kop. Высокий процент неморальных эпифитов в тайге (около половины от всего числа встречающихся в тайге эпифитов и именно они наиболее массовые) связан, безусловно, с незначительным отсевом неморальных эпифитов при формировании тайги.

В целом эпифитная бриофлора, тайги существенно обеднена по сравнению с неморальной (приблизительно в 3—4 раза).

Эпиксилы. Эпиксильная неморальная бриофлора при формировании тайги испытала меньше экологических преобразований, чем эпифитная, поскольку эпиксилы имеют возможность зимовать под снегом. Но и здесь выпали наиболее теплолюбивые виды, в особенности это коснулось представителей семейств *Mniaceae* и *Thuidiacea*. В современной эпиксильной бриофлоре тайги большую роль играют бореальные, таежные виды, сформировавшиеся под пологом тайги. Главным образом, это представители семейств *Dicranaceae* и *Plagiotheciaceae*: *Dicranum fuscescens* Turn. (incl. *D. congestum* Brid.), *D. muehlenbeckii* B. S. G., *Plagiothecium denticulatum* (Hedw.) B. S. G., *P. laetum* B. S. G. В отличие от эпифитов, ограниченных в основном южной тайгой, для освоения которой оказалось достаточно наиболее холодостойких неморальных видов, эпиксилы распространены по всем зональным подразделениям тайги и в лесотундре.

Виды, поселяющиеся на отдельных камнях. В экологическом отношении и по видовому составу можно выделить два местообитания: вертикальные стенки камней и их более или менее горизонтально ориентированная верхняя поверхность. Первое местообитание представляет собою, как правило, обнаженную поверхность камня и дает приют эпилитам и эпифитно-эпилитным видам, таким как *Pylaisia polyantha*, *Thuidium philibertii*, *Neckera pennata* Hedw. Второе — обычно присыпано сверху слоем растительной трухи и в общем мало отличается от лесной подстилки. Здесь уже совсем другие виды, например *Bartramia pomiformis* Hedw., *Plagiomnium confertidens* (Lindb. et Arn.) T. Kop. Как отмечалось, при возрастании суровости климата эпифиты превращаются в эпилиты, со стволов деревьев переходя на поверхность камней, главным образом, на скалы. Связано это с тем, что поверхность камней на скалах прикрыта снегом, а значит, здесь лучшие условия зимовки. Надежно укрыты снегом, как правило, и отдельные камни в лесу, и на них тоже переходят эпифиты. Неморальные эпифиты, превращающиеся в эпилиты при переходе в таежные условия, и стали основным источником формирования бриофлоры отдельных камней в лесу. Часть их в условиях Южной Сибири не до конца рассталась со своим исходным местообитанием (стволами деревьев) и выступает здесь в двух ипостасях — и как эпифит, и как эпилит. Таковы, например, *Neckera pennata*, *Pylaisia polyantha*. Другая же часть стала чистыми эпилитами, например *Haplohymenium triste* (Cesati ex De Not.) Kindb., *Anomodon minor* ssp. *integerrimus* и *A. attenuatus*. В общем, собственно эпилитная флора отдельных камней в лесу содержит значительный процент неморальных видов. Этот экотоп играет важную роль в сохранении в таежной флоре неморальных и вообще сравнительно древних, нетаежных видов, как перешедших в реликтовое состояние, так и селективных.

Горизонтальная, присыпанная трухой поверхность камней экологически обнаруживает сходство с лесной подстилкой, флористически — с бриофлорой напочвенного покрова.

Такое же сходство (в экологическом и во флористическом отношениях) обнаруживается с тенистыми скалами. В формировании видового состава этого экотопа, несомненно, имели место те же процессы, что и в формировании напочвенного мохового покрова. Они будут рассмотрены ниже.

Пионеры зарастания обнаженных субстратов. В основном это мало конкурентоспособные и с коротким сроком жизни виды, продуцирующие огромное количество спор. Среди них много космополитов. Они чрезвычайно устойчивы к самым разным условиям среды и распространены, по крайней мере, во внетропических условиях, очень широко и повсеместно. С полным правом их можно назвать «группой быстрого реагирования». Они не дают пустовать местообитаниям, почему-либо не имеющим растительного населения. Они активно осваивают не встречающиеся в природе внутригородские местообитания, например присыпанную разным мусором поверхность бетона, стеклянные крыши оранжерей и т. п. Встречаются среди них и редкие виды, но большой роли в зарастании обнаженных участков они не играют.

Для выяснения вопроса о становлении бриофлоры тайги эта группа особого интереса, на наш взгляд, не представляет. Составляющие ее виды чужды и тайге, и широколиственному лесу. Исключение составляет лишь *Schistotega pennata* (Hedw.) Web. et Mohr, биология, экология и распространение которого в Сибири нами ранее были изучены (Бардунов, Васильев, 2000).

На наш взгляд, *S. pennata* представляет собою яркий пример нетаежного по происхождению вида (зонально более южного и более теплолюбивого), освоившего тайгу и широко распространившегося под ее пологом. Освоение тайги оказалось возможным благодаря смене местообитания — выходу этого вида из пещер и других чрезвычайно затененных экотопов, где он существовал в стадии протонемы, и переходу на относительно хорошо освещенный экотоп: обнаженный субстрат в корнях вывороченных ветром деревьев.

Эта смена произошла, вероятно, недавно, во время формирования тайги. Возникло новое местообитание: вертикально ориентированные участки обнаженного грунта в корнях ветровальных деревьев вследствие горизонтального расположения корневой системы хвойных деревьев в горных условиях. Следует отметить, что корневая система широколиственных деревьев не имеет столь горизонтального расположения даже в горных условиях. Участки обнаженного субстрата в широколиственном лесу не имеют или почти не имеют вертикальной ориентации, и потому лучше укрыты снегом. Возможно, в связи с этим неморальные виды, заселявшие эти участки, не смогли освоить вертикальные стенки грунта. Эти стенки меньше укрыты снегом и в условиях возросшей суровости климата стали недоступными для них. Местообитание оказалось практически свободным. И было быстро заселено *S. pennata*, поскольку вполне подходило для ее взрослого гаметофита. Заселению местообитания и быстрому расселению способствовала, несомненно, и зоохория, недавно обнаруженная у этого вида (Ignatov, Ignatova, 2001).

Эпигеиды. Заслуживают особого внимания. Тайга, во всяком случае некоторые ее типы или варианты, как известно, характеризуются наличием совершенно особого образования, свойственного только тайге и хвойным лесам гор тропиков и субтропиков — живым напочвенным моховым покровом, представляющим собою сплошной или почти сплошной ковер мхов, полностью покрывающий почву в лесу. Только в некоторых типах тундр и болот можно встретить такие сплошные и нередко мощные ковры мхов.

Такой ковер возможен (это всегда надо иметь в виду) только на открытых местах или в хвойном лесу. В лиственном лесу (листопадном или вечнозеленом) существует мощный листовой опад, устилающий почву. Он делает невозможным сколько-нибудь широкое развитие мхов. Все растения довольно мелкие и «прорваться» сквозь сплошной заслон листьев, полностью лишающий их света, не могут. Это под силу только более крупным травянистым растениям, кустарникам и кустарничкам.

Вопросы происхождения мохового покрова постоянно привлекают внимание бриологов, однако считать их хорошо разработанными нельзя. Очень часто исследователи ограничиваются констатацией самого факта возникновения на определенном этапе развития тайги покрова без серьезных попыток вскрыть механизм его формирования. Нередко при этом бездоказательно высказывается мысль о довольно высоком возрасте мохового покрова и длительности его существования.

Нами (Бардунов, Васильев, 2001) сделана попытка обосновать молодость моховых типов тайги.

Предпосылками для возникновения мохового покрова явились два фактора — отсутствие листового опада и глубокая тень в хвойном, особенно темнохвойном лесу, затрудняющая произрастание травянистых растений и кустарников, во всяком случае делающая невозможным формирование ими сплошного покрова. В результате возникла совершенно новая и притом «пустая», т. е. практически не заселенная сосудистыми растениями экологическая ниша. В ней и сформировался напочвенный моховой покров. Напомним, что в целом мохообразные более теневыносливы, чем сосудистые растения. Таким образом, напочвенный моховой покров — это новообразование, сформировавшееся в тайге.

Очень похожую мысль о возникновении мохового покрова именно под пологом тайги высказывает Р. В. Камелин (1995: с. 24): «становление пратаежных, но особенно таежных ценозов Евразии (видимо, и равнинных таежных ценозов в Северной Америке) сопровождалось, несомненно, ...становлением совершенно новых ценозов, не имевших ранее аналогов, в частности ценозов с моховыми напочвенными ярусами».

В предшествующих тайге лесах напочвенного мохового покрова не было. Ряд признаков вполне определенно указывает на молодость покрова или, во всяком случае, на недавнее появление его под пологом леса.

Об этом свидетельствуют его неоднозначная роль в жизни леса, разнонаправленность воздействий на лесовозобновление. Как хорошо известно, моховой напочвенный покров при одних и тех же видах-доминантах и при одних и те же породах деревьев, господствующих в древесном ярусе, может действовать в прямо противоположных направлениях — способствовать или препятствовать лесовозобновлению. При этом как положительные, так и отрицательные воздействия покрова могут быть значительными. В первом случае моховой покров благодаря создаваемой «внутри себя» повышенной влажности и тени уменьшает размах колебаний температуры и влажности, способствует прорастанию семян и хорошему росту проростков. Во втором случае (при хорошо развитом моховом покрове) этот же самый покров препятствует попаданию на почву легких, снабженных выростами-летучками семян деревьев. А именно таковы семена большинства таежных деревьев, как хвойных, так и лиственных. Семена зависают в самом моховом покрове — в его толще либо на поверхности. В первом случае они обычно прорастают, но успевают израсходовать запас питательных веществ до того, как достигнут почвы, во втором — вообще не прорастают, засыхают. Результат в обоих случаях один — массовая гибель семян и проростков деревьев, образующих лес, и как минимум — сильные затруднения с лесовозобновлением.

Налицо, как можно видеть, несомненная взаимная неприспособленность мохового покрова и древесного яруса, а отсюда и взаимная несогласованность действий, неотрегулированность отношений, при которых каждая из сторон действует, в конечном счете, во вред себе. Древесный полог создает условия для развития мохового покрова, который препятствует нормальному лесовозобновлению, причем в тем большей степени, чем лучше развит сам покров. В свою очередь и моховой покров, затрудняя лесовозобновление, создает опасность своему будущему. Ведь его действия могут привести к смене типа леса или хотя бы способствовать такой смене. А в этом случае существующий в лесу в данный момент моховой покров, скорее всего, пострадает.

Совершенно очевидно, что при длительном существовании в лесу сплошного мохового покрова ничего этого быть не должно. Результатом длительного совместного существования напочвенного мохового покрова и древесного полога из современных или близких к ним пород хвойных деревьев должны были бы явиться приспособления, ведущие к обоюдной пользе или хотя бы нейтрализующие отрицательные последствия воздействий одной из сторон. Если таких приспособлений нет, а мы видим, что их действительно нет, значит, скорее всего, они просто еще не успели выработаться.

Один лишь кедр сибирский с его тяжелыми гладкими семенами, распространяемыми кедровкой, составляет исключение. Он оказался великолепно приспособленным к сосуществованию с моховым покровом. Здесь, несомненно, имела место преадаптация.

Каким же образом шло формирование мохового покрова? За счет каких видов? Напомним, что в широколиственном лесу напочвенного мохового покрова не было, и покров этот сформировался в тайге из видов, также отсутствовавших в широколиственном лесу.

Любопытную точку зрения на этот счет высказывает А. П. Хохряков (1965: с. 244) — эпифиты хвойно-вечнозеленых лесов гор тропиков, явившихся исходными для формирования тайги, по крайней мере темнохвойной, «спустились на почву вместе с мхами, для которых кора темнохвойных почему-то оказалась неподходящим субстратом».

Возможно, эта точка зрения справедлива в отношении по крайней мере части сосудистых растений из травяного яруса темнохвойной тайги. Однако искать в эпифитной бриофлоре горных тропических лесов источник, поставлявший виды для напочвенного мохового покрова тайги, оснований нет.

Формирование мохового покрова тайги имело совершенно иной характер, и «поставщики» видов были другие. Эпифиты к ним отношения не имели. И на почву они не спускались. Как было показано выше, часть их перешла на скалы и на отдельные камни в лесу. Но не на почву.

Прежде чем говорить о возможных путях формирования мохового покрова, вспомним о видах, его составляющих. Число видов, доминирующих в моховом покрове, очень невелико. Если отбросить сфагны, а они в лесу в общем-то случайны, то окажется, что таких видов-доминантов на территории Сибири около десятка: *Abietinella abietina* (Hedw.) Fleisch., *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Polytrichum commune* Hedw., *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb.

Все они имеют голарктическое распространение, а *Polytrichum commune*, *Rhytidiadelphus triquetrus* и *Aulacomnium palustre* изредка встречаются и в южном полушарии. Все они более или менее одинаково характерны для тайги Европы, Азии и Северной Америки. Более того, именно они как раз и составляют основу мохового покрова в тайге названных континентов. Этот покров всюду именно моховой, т. е. образован только листостебельными мхами. Из печеночников в качестве доминанта может выступать лишь *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe, да и то на ограниченных территориях.

Отсутствующих в Сибири видов, могущих выступать доминантами напочвенного мохового покрова в тайге, наберется около десятка. Ни один из них широкого распространения в качестве доминанта покрова не имеет.

К этому надо добавить, что по степени распространенности и по той роли, которую они играют в сложении покрова, и не только в Сибири, но и во всей таежной зоне, 2 вида, *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*, далеко опережают все остальные.

Традиционно все вышеперечисленные виды-доминанты напочвенного мохового покрова тайги считаются бореальными, т. е. связанными в своем распространении и происхождении именно с тайгой. По характеру распространения это действительно таежные виды — основные участки их ареалов приходятся на таежную зону и при этом непосредственно на тайгу, на лес. Что же касается их происхождения, то здесь далеко не все ясно.

Судя по значительной систематической обособленности и некоторым другим особенностям, все виды-доминанты напочвенного мохового покрова тайги (это относится и к голарктическим видам, и к видам, имеющим более ограниченное распространение и отсутствующим в Сибири) — довольно древние. Кстати, высокий возраст по крайней мере части упомянутых видов нередко подчеркивается исследователями, занимающимися вопросами происхождения тайги (Толмачев, 1954; Васильев, 1958). Иногда этот возраст конкретизируется. Так, В. Н. Васильев (1958) считает возраст, например *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, очевидно, меловым или даже более ранним. Возражений такая точка зрения не вызывает. Можно довольно уверенно говорить, что возраст названных трех видов, как и некоторых других из числа доминантов, может быть и не обязательно меловым, но, во всяком случае, не более поздним, чем палеогеновый.

Напомним, что моховой покров возможен только в тайге. Поэтому мы вынуждены увязывать время возникновения тайги и время формирования под ее пологом мохового покрова, синхронизировать оба эти явления. И здесь возникают определенные и, надо сказать, немалые трудности.

Если принять точку зрения тех исследователей, которые признают за тайгой высокий возраст и считают, что тайга уже существовала в миоцене, а возникла, вероятно, еще раньше, в олигоцене или даже в эоцене, то в этом случае время возникновения основных видов-доминантов напочвенного покрова и самой тайги более или менее совпадает. Но в этом случае надо считать, что тайга в целом и ее моховой покров прошли длительную совместную эволюцию, «притерлись» друг к другу и представляют собою единое и нерасторжимое целое. В этом случае несогласованных действий древесного полога и мохового покрова (явлений, о которых шла речь выше) не должно быть. Они невозможны в принципе. И однако же они есть.

Если же исходить из точки зрения, что тайга — явление молодое, возникшее не раньше миоцена, а возможно, еще позже, то в этом случае несогласованность действий древесного полога и мохового покрова становится вполне понятной. Древесный полог и моховой покров просто еще не успели приспособиться друг к другу, поскольку вместе они недавно. Но тогда возникает другая трудность — виды-доминанты мохового покрова оказываются несомненно и значительно старше тайги. Получается, что они лишь вошли под полог тайги, а сформировались где-то в другом месте и раньше, до того, как сформировалась тайга.

Но где же они могли сформироваться и когда, если моховой покров возможен только в тайге?

Нам представляется, что виды-доминанты напочвенного покрова сформировались вне лесов. Кажется довольно правдоподобным предположение, что по крайней мере некоторые виды мхов, являющихся сегодня доминантами напочвенного покрова тайги, первоначально были видами скальными. Росли они, скорее всего, на гумусированных участках сравнительно влажных и тенистых скал, имеющих в основном, вероятно, северную экспозицию, и сложенных преимущественно кислыми горными породами. Располагались эти скалы в лесном окружении, во всяком случае, в лесных районах. Косвенным подтверждением этого предположения может, вероятно, служить тот факт, что все без исключения голарктические виды-доминанты растут также и на скалах, именно на гумусированных участках достаточно влажных, тенистых скал в лесном окружении. Может быть, именно это местообитание как раз и было первичным.

В экологическом отношении гумусированные участки тенистых скал и почва в хвойном лесу различаются не так сильно, как может показаться на первый взгляд, а вот сходства здесь немало. Для мхов, не имеющих корней, имеет значение лишь самый верхний, очень тонкий слой субстрата, толщиной всего до 2—3 см. А он едва ли не одинаков и в лесу и на скалах. Но вот листового опада, даже если окружающий скалы лес лиственный и листопадный, на скалах нет. Мхи могут развиваться беспрепятственно.

Когда окружающий такие скалы или росший невдалеке от них лес стал хвойным, с не имеющим растительного населения экотопом — почвой, не засыпанной опавшими листьями, скальные мхи устремились заселять его. Довольно крупные размеры по сравнению с другими видами мхов и значительная степень теневыносливости обеспечили несомненные преимущества перед видами других экологических групп, а также перед скальными видами, имевшими небольшие размеры тела. В связи с недонаселенностью или даже практически полной ненаселенностью рассматриваемого экотопа и отсутствием конкуренции со стороны других видов заселение этого экотопа скальными мхами прошло очень быстро, можно сказать, молниеносно. Широчайшее и практически совместное в условиях тайги распространение немногих, перечисленных выше, видов-доминантов напочвенного мохового покрова и сама их малочисленность при крайне незначительной роли видов с ограниченными ареалами свидетельствуют как раз о чрезвычайно быстром заселении возникшей экологической ниши и отсутствии факторов, могущих это заселение тормозить. Таким фактором могло быть наличие видов, конкурирующих с заселяющимися.

Их, однако, нет, о чем уже говорилось. Экологическая ниша заселялась и заселилась пришельцами до того, как в ней успели сформироваться свои виды. Они так и не сформировались. Такое быстрое заселение свободной экологической ниши было возможным при одном непременном условии — виды, экологическим потребностям которых отвечала возникшая экологическая ниша (напомним, речь идет о не имеющей травяного яруса почве в хвойном лесу), уже существовали к моменту возникновения ниши. Кроме того, они произрастали рядом, в больших количествах и на обширных пространствах.

Несомненно, что со скальными видами мхов, составившими основу мохового покрова тайги, дело обстояло именно так.

Но если виды-доминанты мохового покрова сформировались до того, как сформировалась тайга, в окружении более теплолюбивого широколиственного и хвойно-широколиственного леса, они, очевидно, должны быть довольно теплолюбивыми. Почему же они смогли столь широко распространиться в тайге, в суровой климатической обстановке?

Здесь надо иметь в виду, что мхи, растущие на скалах, даже в лесном окружении, все-таки растут на открытом месте, испытывая все трудности открытых мест — быстрые и резкие перепады температуры и влажности, сильные колебания освещенности, не всегда хорошее укрытие снегом и т. п. Поскольку в нашем случае, скорее всего, речь идет о скалах северной экспозиции, то к перечисленному надо добавить и слабую, для данной местности, теплообеспеченность. Все это означает, что виды, о которых идет речь, особой теплолюбивостью не отличались. Переход под полог тайги хотя бы частично снял для них трудности открытых мест, обеспечив более ровные условия температуры, влажности, освещения и стабильно хорошее укрытие снегом. Так что, если даже виды, ставшие доминантами напочвенного мохового покрова тайги, и сформировались, и первоначально существовали в климатических условиях, более мягких, чем те, в которых существует тайга. переход этих видов под полог тайги не означал для них перехода в более трудную, более жесткую экологическую обстановку. Не исключено, что дело могло обстоять как раз наоборот. Переход со скал под полог леса устранил трудности существования на открытых местах и в условиях сильно ослабленной конкуренции обеспечил возможность не просто нормального существования, но и резкого возрастания численности особей и расширения ареала.

Мы коротко и несколько схематично рассмотрели возможные пути становления бриофлоры тайги и попытались показать, что основных источников этой бриофлоры было два. Это — бриофлора широколиственных и хвойно-широколиственных лесов, т. е. неморальная, и бриофлора скал. Виды обеих групп прошли жесткий отбор, в ряде случае существенно изменили экологию или, по крайней мере, сместили «центр тяжести» экологии — некоторые виды из преимущественно лесных стали преимущественно скальными, некоторые — наоборот, из преимущественно скальных стали преимущественно лесными. Первые — эпифиты, отчасти и эпиксилы. Вторые — виды, которые сформировали напочвенный моховой покров в тайге.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бардунов Л. В. Мхи-эпифиты Южной Сибири // Флора Прибайкалья. Новосибирск, 1978. С. 4—18.

Бардунов Л. В., Васильев А. Н. Мох *Schistostega pennata* (Hedw.) Web. et Mohr (*Schistostegaceae*) в Сибири // Проблемы экологии, биоразнообразия и охраны экосистем Прибайкалья. Иркутск, 2000. С. 122—129.

Бардунов Л. В., Васильев А. Н. Напочвенный моховой покров в таежных лесах, его роль и происхождение // Матер. научн. конф. «Дендрологические исследования в Байкальской Сибири». Иркутск, 2001. С. 67—70.

Васильев А. Н. К флоре мхов «липового острова» на Кузнецком Алатау // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1975. Вып. 1. № 5. С. 16—20.

Васильев В. Н. Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири // Матер. по истории флоры и растительности СССР. 1958. Вып. 3. С. 361—457.

Камелин Р. В. Происхождение темнохвойной тайги: гипотезы и факты // Тр. Южно-Сибирского бот. сада. «Флора и растительность Алтая». Барнаул, 1995. С. 5—29.

Попов М. Г. К вопросу о происхождении тайги // Сб. статей по результатам исследований в области лесного хозяйства и лесной промышленности в таежной зоне СССР. М.; Л., 1957. С. 19—28.

Толмачев А. И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л., 1954. 155 с.

Хохряков А. П. Археофиты и неморальный комплекс во флоре тайги // Бот. журн. 1965. Т. 40. № 2. С. 240—244.

Ignatov M. S., Ignatova E. A. On the zoochory of *Schistostega pennata* (*Schistostegaceae*, Musci) // Arctoa. 2001. N 10. P. 83—96.

SUMMARY

The taiga bryophytes fall into 5 ecological groups: epiphytes, epixyles, bryophytes inhabiting bare substrates (pioneers), those inhabiting separate stones, and soil bryophytes forming a continuous moss carpet. The species set of each group is highly peculiar and formed under considerable influence of the nemoral bryoflora. During the formation of the taiga bryoflora, epiphytes partially changed their ecology and turned into epilithes. Some mosses of shaded rocks passed into taiga and formed moss carpet. We consider the moss carpet a new formation, which appeared in the taiga directly. The presence of a «vacant» ecological niche in the developing taiga (very shaded soil with little or no herbs or leaf litter, in contrary to deciduous forests) was decisive of the formation of the moss carpet.

УДК 581.526.35 : 553.972 : 551.794 (470.13)

Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 4

© Р. Н. Алексеева,[1] П. О. Оксанен[2]

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ И СТРАТИГРАФИЯ УСИНСКОГО БОЛОТА (РЕСПУБЛИКА КОМИ)

R. N. ALEKSEEVA, P. O. OKSANEN. VEGETATION AND STRATIGRAPHY OF THE USINSK BOG (REPUBLIC OF KOMI)

[1] Институт биологии Коми научного центра УрО РАН
167982 Сыктывкар, Коммунистическая ул. 28
Факс (8212) 42–01–63
E-mail: alekseeva@ib.komisc.ru
[2] Арктический центр Лапландского университета
96101 Рованиеми, Финляндия, почтовое отделение 122

Поступила 31.05.2004

Изучены растительные сообщества, их видовой состав и особенности стратиграфического строения уникального Усинского болота, заказника международного значения. Особый интерес представляет растительность участков крупнобугристого рельефа с присутствием островной вечной мерзлоты на ее южной границе распространения. Определен возраст торфа радиоуглеродным методом.

Ключевые слова: Усинское болото, Республика Коми, растительность, торф, стратиграфия.

Усинское болото является одним из крупнейших торфяников Европы, площадью 139190 га. Это комплексный заказник международного значения, отвечающий критериям Международной Рамсарской конвенции о водно-болотных угодьях (1999). Он расположен в Усинском р-не Республики Коми, на водоразделе рек Бол. Вяткиной и Усы, в подзоне северной тайги (рис. 1). Охраняется с 1978 г. Усинское болото представляет собой уникальную обширную систему типа аапа, не имеющую аналогов. Преобладает грядово-озерково-мочажинный комплекс с большим количеством озер (около 860), которые являются местами гнездования птиц. Здесь встречаются такие редкие виды, как лебедь-кликун, серый журавль, орлан-белохвост, которые включены в Красные книги СССР (1978), РСФСР (1983) и Республики Коми (1999). Особый интерес на Усинском болоте представляет растительность крупнобугристого комплекса с присутствием здесь на глубине 40—50 см островной вечной мерзлоты на ее южной границе распространения.

Большая заозеренность территории, близкое залегание вечной мерзлоты влияют на характер изменений растительности в различных болотных комплексах. Растительность Усинского болота изучалась Ю. Д. Цинзерлингом (1929), Я. Я. Гетмановым (1949), который исследовал также торфяную залежь (результаты обследований не опубликованы). Описание растительности болота и характеристику различных типов торфяных залежей приводит М. Н. Никонов (1958). В 1996 г. исследования проводились в ранее неизученной, центральной части болота сотрудниками Института биологии Коми НЦ УрО РАН Р. Н. Алексеевой, В. В. Каневым, В. В. Алексеевым совместно с финскими учеными П. О. Оксанен и П. Кюхри (Арктический центр Лапландского университета, Рованиеми).

В центральной наиболее обводненной части Усинского болота (65°45′ с. ш., 57°20′ в. д.) наблюдается значительное количество озер, среди которых имеются наиболее крупные по своим размером: 1.2 × 1.3 км, 1.9 × 2.0 км (рис. 2, 3).

Предварительно были проведены рекогносцировочные маршруты с целью выбора болотных участков для обследований. Особенности стратиграфического строения торфяной залежи в крупнобугристом комплексе изучались по обнажениям на

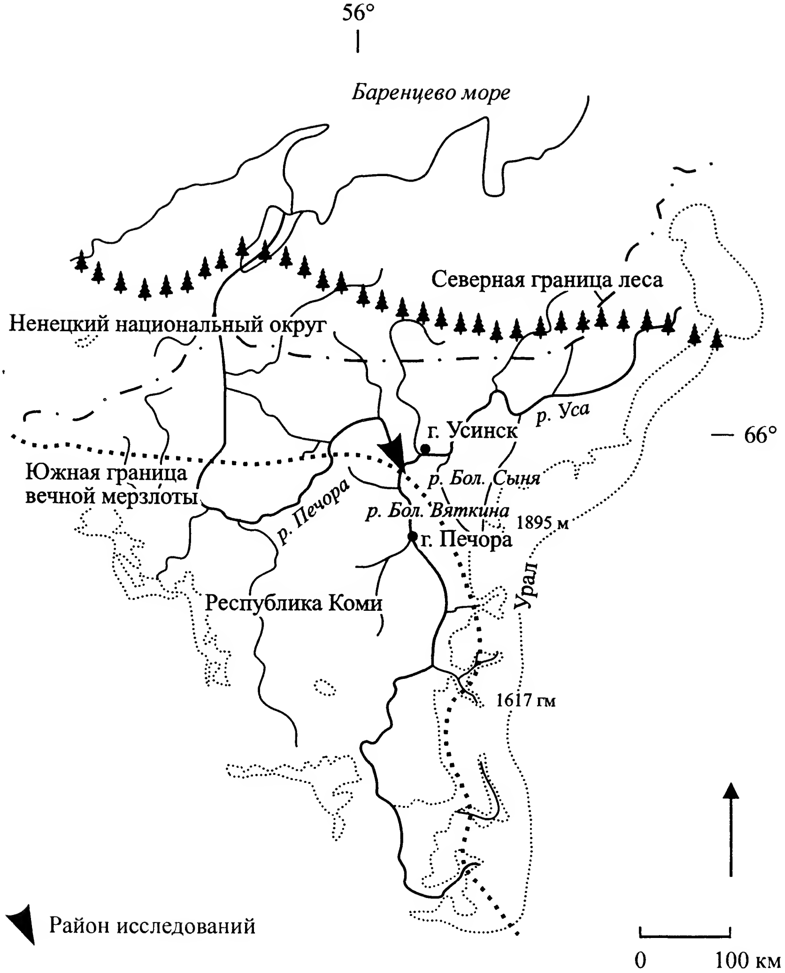

Рис. 1. Карта-схема расположения района исследований.

склонах бугров. Здесь образцы торфа брали через 10 см по глубине залежи для определения ботанического состава, степени разложения, возраста радиоуглеродным методом.

Подстилающие породы на территории Усинского болота представлены юрскими и меловыми глинами, песками, галечниками, алевролитами и мергелями (Атлас..., 1964). Четвертичные отложения характеризуются озерно-ледниковыми песками и глинами, по рекам — аллювиальными песчано-глинистыми и торфяными образованиями.

Средняя температура воздуха района исследований самого теплого месяца (июля) равна 13—14 °С, самого холодного (января) — –17.5—20 °С. Продолжительность безморозного периода — 60—85 дней, годовая сумма осадков — 400—500 мм (Атлас..., 1964).

Усинское болото в основном безлесно. Облесены лишь окрайки болота и некоторые участки по берегам озер. Деревья представлены *Pinus sylvestris* L., *Picea obovata* Ledeb., *Betula pubescens* Ehrh., кустарники — *Salix glauca* L., *Salix hastata* L.

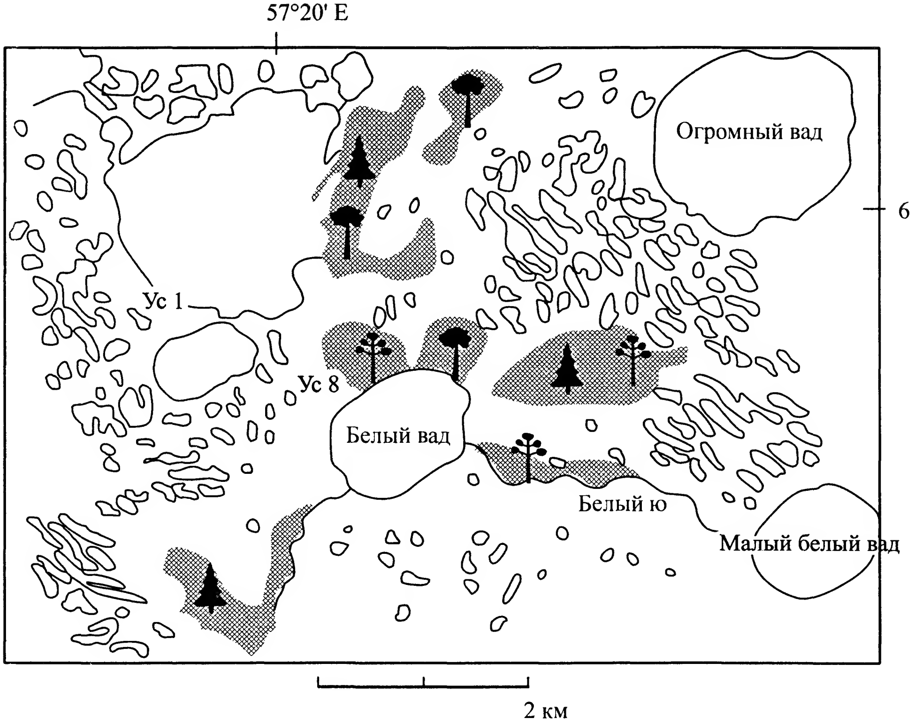

Рис. 2. Центральная, обследованная часть Усинского болота.

Ус 1 — Усинск-1, Ус 8 — Усинск-8 — местонахождения крупнобугристого комплекса. Участки темного цвета — залесенные сосной, елью, березой; незаштрихованные объекты — озера и озерки, образующие грядово-озерково-мочажинный комплекс; прибрежные участки озер — ровные топяные; остальную площадь болота занимают кочковато-мочажинный и грядово-мочажинный комплексы.

Для болота характерны следующие комплексы: кочковато-мочажинный, грядово-мочажинный, грядово-озерково-мочажинный, бугристо-озерково-мочажинный. Имеются также ровные топяные участки.

Геоботанический профиль был проложен в юго-западном направлении (240°) от оз. Белый Вад (рис. 2). Он пересек ряд растительных комплексов. Берега озера непроходимы, вода находится у поверхности прилегающей к нему части болота. По берегам озера изредка встречаются *Betula pubescens*, *Salix glauca*. В 50 м от озера микрорельеф слегка кочковатый. Кочки кустарничково-осоково-моховые, в среднем 20 см выс. и 1.5 м дл. На них произрастают *Betula nana* L., *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Andromeda polifolia* L., *Oxycoccus palustris* Pers., *Eriophorum vaginatum* L., *Carex chordorrhiza* Ehrh., *Carex paupercula* Michx., *Menyanthes trifoliata* L. Моховой покров представлен *Sphagnum magellanicum* (покрытие 40 %), *Polytrichum strictum* (30 %), *S. angustifolium* (+), *Dicranum congestum* (20 %), *Pleurozium schreberi* (10 %). На некоторых кочках кроме указанных видов появляются *Empetrum hermaphroditum* (Lange) Hagerup, *Vaccinium uliginosum* L., *Carex rostrata* Stokes, *Sphagnum russowii.*

Преобладает ровная поверхность понижений, которая покрыта вахтово-осоково-сфагновыми сообществами. Здесь растут *Oxycoccus palustris*, *Menyanthes trifoliata*, *Carex rostrata*, *C. chordorrhiza*, редко *Eriophorum medium* Anderss. Моховой покров образован *Sphagnum balticum* (90 %), *S. fallax* (10 %). Обводненная топкая часть болота (вода в 5 см от поверхности) имеет уклон по направлению к озеру.

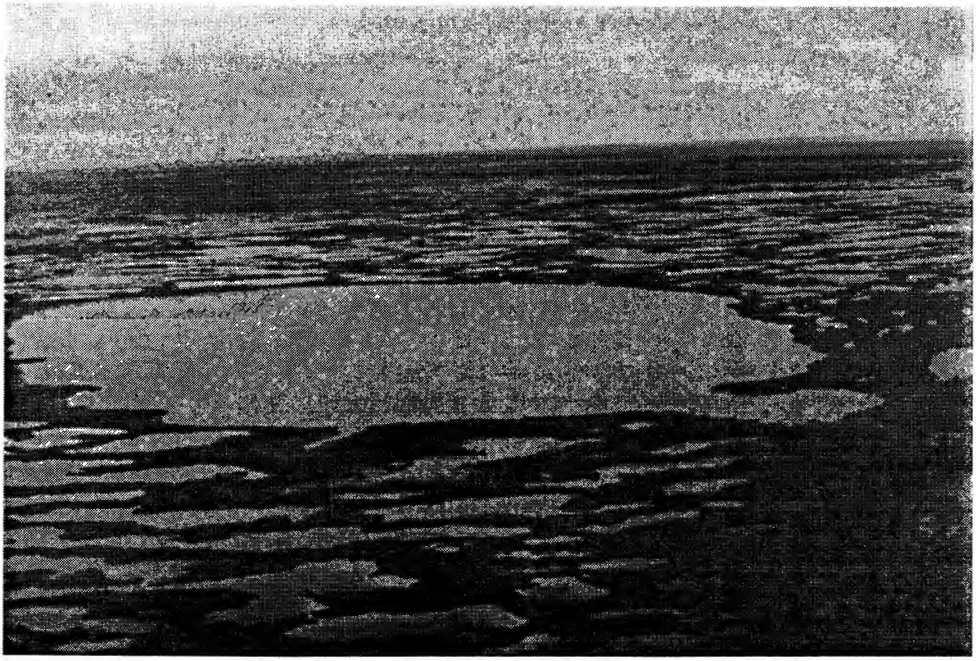

Рис. 3. Усинское болото типа аапа, комплексный заказник международного значения.

Торфяная залежь переходная лесо-топяная, мощность ее 1.0 м. Степень разложения торфа 35—45 %.

Описанный выше комплекс по профилю сменяется плохо выраженным грядово-мочажинным, который слева по профилю распространяется на всю видимую часть болота (500—600 м). Высота гряд 35 см, ширина 2.5 м. Древесный ярус слагает *Pinus sylvestris* с сомкнутостью 0.2—0.3. Гряды покрыты *Betula nana*, *Ledum palustre* L., *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea* L., *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr., *Rubus chamaemorus* L. Моховой покров образован *Pleurozium schreberi* (50 %), *Sphagnum fallax* (40 %), *S. russowii* (+), *Aulacomnium palustre* (+). Имеются также кочки, которые полностью сложены *S. fuscum*. На таких кочках преобладает очень угнетенный *Ledum palustre*, встречаются *Oxycoccus microcarpus*, *Vaccinium uliginosum*, *Chamaedaphne calyculata*, *Cladina arbuscula*.

Небольшие по площади понижения мелкокочковаты. На мелких кочках растут *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus palustris*, в мочажинах — *Carex limosa* L., *Eriophorum polystachyon* L. Мхи составляют 70 % (*Sphagnum riparium*, *S. fallax*). Остальную площадь понижений занимает вода. Торфяная залежь переходная лесо-топяная, мощностью 1.5 м. Степень разложения торфа с глубиной изменяется от 15 до 45 %.

Далее по профилю на расстоянии приблизительно 150 м распространен грядово-озерково-мочажинный комплекс. Озера здесь вторичного происхождения. Их прибрежные участки занимают *Salix glauca*, *Carex chordorrhiza*, *C. paupercula*, *Eriophorum vaginatum*. Моховой покров образован *Sphagnum balticum* (покрытие 100 %). Обычно древесный ярус в таких комплексах отсутствует. Для гряд характерны *Betula nana*, кустарнички, *Rubus chamaemorus* L. Иногда *Andromeda polifolia* или *Rubus chamaemorus* образуют сплошной покров. Среди мхов преобладает *Sphagnum fuscum*. На обводненных участках мочажин произрастает *Menyanthes tri-*

foliata; там, где вода отсутствует на поверхности, — *Eriophorum medium*, *Carex limosa*, *Scheuchzeria palustris* L.

Описываемый комплекс снова сменяется слабовыраженным грядово-мочажинным, который характерен для всей видимой части болота и в целом для значительной площади Усинского торфяника. Видовой состав растительности на грядах и в мочажинах несколько отличается от описываемого выше аналогичного комплекса. Гряды 50 см выс. и 2.0 м шир. занимают 80 % площади комплекса. Для них характерно отсутствие *Pinus sylvestris*, встречается реже *Betula nana*. Кроме указанных очень угнетенных *Ledum palustre*, *Oxycoccus microcarpus*, *Rubus chamaemorus*, на грядах распространены *Chamaedaphne calyculata*, *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus palustris*. На других произрастают *Empetrum hermaphroditum* и угнетенная *Vaccinium uliginosum*. В лишайнико-моховом покрове гряд преобладают *Sphagnum magellanicum*, *S. capillifolium*, *Polytrichum strictum*, *Cladina rangiferina* (20 %). Некоторые гряды полностью сложены *Sphagnum fuscum*.

Мочажины размерами 15 × 15 м, очень ровные, часто с водой на поверхности, заняты *Eriophorum vaginatum* и *Scheuchzeria palustris*. Покрытие здесь сфагновыми мхами (*Sphagnum balticum* и *S. jensenii*) достигает 100 %. В мочажинах имеются кочки, на которых растут *Chamaedaphne calycilata* либо *Ledum palustre*, либо *Andromeda polifolia*. Ближе к центру мочажин появляется *Eriophorum medium*. Имеются также кочки, сплошь покрытые лишайником *Cladina rangiferina*. Местами поверхность торфа обнажается. Наблюдаются также небольшие по своим размерам мелкокочковатые мочажины (кочки образованы *Eriophorum vaginatum*). *Sphagnum balticum* занимает 80 % площади мочажин, остальное — вода. Торфяная залежь смешанная лесо-топяная, мощностью 2.0 м и степенью разложения, изменяющейся с глубиной от 5 до 55 %.

Большой научный интерес на Усинском болоте представляет растительность бугристо-озерково-мочажинного комплекса, в целом занимающего небольшую площадь (рис. 2). Высота мерзлых бугров 1.8—2.0 м. Они покрыты кустарничково-мохово-лишайниковыми сообществами, где характерны *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus* (Lodd.) Hult., *Empetrum hermaphroditum*, *Andromeda polifolia*, *Rubus chamaemorus*. Мхи очень разнообразны и представлены *Dicranum elongatum*, *D. congestum*, *Polytrichum strictum*, *Pleurozium schreberi* (иногда покрытие 50 %), *Sphagnum fuscum*, *S. capillifolium*. Поверхность бугров кочковата. Кочки покрыты кустарничками, *Polytrichum strictum* и *Sphagnum fuscum*. *Cladina arbuscula*, занимая почти сплошь понижения между кочками, составляет 40—50 % площади бугров.

Склоны бугров покрыты *Betula nana*, *Sphagnum fuscum* и *S. capillifolium*. В некоторых понижениях рельефа встречается *Betula pubescens* высотой от 0.7 до 2.0 м. У основания бугров растут *Betula nana*, *Andromeda polifolia*, *Vaccinium uliginosum*, *Sphagnum fuscum*.

Мочажины кустарничково-травяно-моховые, размеры которых в среднем 35 × × 40 м, отличаются сильной обводненностью, иногда с водой на поверхности и обнаженным торфом. Здесь произрастают *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus microcarpus*, *Eriophorum polystachion*, *Carex chordorrhiza*. Моховой покров этих мочажин образован *Sphagnum majus*, *S. balticum*, *S. capillifolium*, *S. russowii*, *Drepanocladus fluitans*, *Polytrichum juniperinum* (местами покрытие 80 %). Мочажины имеют уклон в сторону озера. Для средней их части по уклону характерны *Eriophorum polystachion* и *Polytrichum juniperinum*, занимающие небольшие кочки размерами 0.2 × 0.2 м и чередующиеся с участками, покрытыми *Carex chordorrhiza*. На самых пониженных участках мочажин произрастает *Carex rostrata*. И далее по уклону появляется обнаженный торф с водой на поверхности и с участками, занятыми *Sphagnum balticum*, *S. majus* и *Carex chordorrhiza.* Здесь распространены мхи родов *Cladopodiella* (печеночник) и *Pohlia.*

В некоторых мочажинах встречаются *Chamaedaphne calyculata*, *Andromeda polifolia*, но преобладает *Eriophorum vaginatum* (покрытие 60 %). Моховой покров здесь образуют *Sphagnum russowii* (покрытие 50 %), *S. balticum* (40 %) и *S. capillifolium* (10 %). В основном центральные участки таких мочажин затоплены водой и здесь обнажается торф. Вечная мерзлота находится на глубине 45 см от поверхности болота. Под этими сообществами развита смешанная топяно-лесная залежь мощностью 4.6 м. Степень разложения торфа с глубиной изменяется от 5 до 55 %.

Прибрежные участки озер топкие, очень сильно обводнены, местами непроходимы. Здесь обычны *Oxycoccus palustris*, *Menyanthes trifoliata*, *Carex rostrata*, *C. chordorrhiza*, *C. paupercula*, *C. aquatilis* Wahlenb., редко встречается *Eriophorum medium.* Моховой покров образуют *Sphagnum balticum* (90 %) и *S. majus* (10 %). Вода находится на глубине 5 см от поверхности болота.

Растительность описанных мерзлых бугров и мочажин имеет много общего с аналогичными сообществами крупнобугристых болот в районе г. Инты, расположенными к северо-востоку от изученного нами района, также в подзоне тайги (Боч, Солоневич, 1967; Алексеева, 1996). Так, здесь очень угнетены некоторые кустарнички (*Ledum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*) и морошка; характерны такие виды мхов северной тайги и лесотундры, как *Sphagnum lindbergii*, *S. fimbriatum*, *S. riparium*, *Dicranum elongatum*, отсутствующие или крайне редкие южнее. Всего в центральной части Усинского болота отмечено нами 54 вида сосудистых растений и мохообразных. Среди растений, встречающихся здесь, значительную роль играют сфагновые и бриевые мхи. Из отмеченных нами 12 видов сфагновых мхов *Sphagnum riparium*, *S. lindbergii*, *S. fimbriatum* на болотах таежной зоны встречаются довольно редко.

Присутствие островной вечной мерзлоты на значительной площади болота на глубине 40—60 см от его поверхности (конец августа—начало сентября). По данным Б. Н. Городкова (1932), южная граница вечной мерзлоты в минеральных грунтах пересекает р. Адзьву около 66°48′, а Усу — около 66°27′ с. ш. В бассейне р. Бол. Роговой она проходит немного севернее устья этой реки. Б. Н. Городков (1932) связывает распространение крупнобугристых торфяников с районами спорадической вечной мерзлоты. По данным наших исследований, южная граница островной вечной мерзлоты находится юго-западней района, указанного Б. Н. Городковым, она проходит вблизи устья р. Колвы и предположительно через центральную часть Усинского болота.

Видовой состав торфов исследованного участка Усинской болотной системы представлен в табл. 1. В сложении залежей принимают участие 24 вида торфа, из которых преобладают верховые (48.4 %) и переходные (45.9 %), низинные составляют 5.7 %. Из верховых торфов наиболее распространены кустарничково-сфагновые (встречаемость 21.8 %) и фускум-торф (13.8 %). Для торфов переходного типа характерны древесно-шейхцериевый (11.5 %) и древесно-осоковый (6.9 %). Верхние слои торфяной залежи образованы кустарничковыми и кустарничково-сфагновыми верховыми торфами, которые с глубиной сменяются фускум-торфом. Значительную часть залежи занимают шейхцериевый, древесно-шейхцериевый переходные торфа. Придонные слои представлены древесно-хвощовым, древесно-хвощово-гипновым низинными видами, иногда — древесным, древесно-осоковым, травяно-гипновым и хвощово-гипновым переход-

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав торфов исследованного участка Усинской болотной системы

Виды торфа	Средняя степень разложения торфа, %	Встречаемость, %
Верховые		
Сосново-сфагновый	30	1.2
Кустарничковый	25	1.2
Кустарничково-сфагновый	12.4	21.8
Фускум	10.2	13.8
Сфагновый мочажинный	12.8	8
Комплексный верховой	15	1.2
Магелланикум	15	1.2
Всего по верховым торфам	17.6	48.4
Переходные		
Древесный	36.7	3.4
Древесно-шейхцериевый	27.5	11.5
Древесно-осоковый	35.8	6.9
Древесно-сфагновый	22.5	4.6
Кустарничково-сфагновый	17.5	2.3
Кустарничково-гипновый	25	1.2
Осоковый	25	1.1
Шейхцериевый	25	3.4
Хвощовый	45	1.2
Хвощово-осоковый	40	1.1
Травяной	25	1.2
Хвощово-гипновый	55	1.1
Травяно-гипновый	50	1.1
Сфагновый	21	5.8
Всего по переходным торфам	32.2	45.9
Низинные		
Древесно-осоковый	30	1.1
Древесно-хвощовый	45	2.3
Древесно-хвощово-гипновый	47.5	2.3
Всего по низинным торфам	40.8	5.7

ными торфами. Особенности торфов района исследований заключаются в следующем.

1. Значительное распространение древесно-сфагновых и древесно-травяных переходных торфов, слагающих основную часть торфяных залежей, включая придонные горизонты. Древесные остатки растений представлены березой, елью, ольхой, ивой.

2. Присутствие в образцах торфа кустарничков (15—35 %) позволило выделить кустарничково-сфагновый в верховом и переходном типах и кустарничково-гипновый в переходном типе. Отличительной особенностью этих видов является то, что они специфичны для северной тайги.

3. Травянистые остатки в торфе представлены различными осоками (*Carex limosa*, *C. caespitosa* L., *C. chordorrhiza*, *C. rostrata*, *C. globularis* L., *C. lasiocarpa* Ehrh.) — до 55 %; пушицами (*Eriophorum vaginatum*, *E. polystachyon*) — до 15 %; шейхцерией — до 80 %; хвощом — до 60 %. Все упомянутые выше травянистые остатки в торфе относятся к видам лесной зоны.

ТАБЛИЦА 2

Виды залежей и их характеристика

Вид залежи	Мощность залежи, м	Степень разложения торфа, %
Фускум-залежь	2.00	3—40
Комплексная верховая	1.20	5—15
Смешанная лесо-топяная	2.00—4.60	5—55
Переходная лесо-топяная	1.25—1.50	10—50

4. Моховая часть растительных остатков в торфе представлена *Sphagnum fuscum*, *S. magellanicum*, *S. capillifolium*, *S. balticum*, *S. riparium*, *S. majus*, *S. jensenii*, *S. lindbergii*, *S. fimbriatum* и бриевыми мхами родов *Polytrichum*, *Dicranum*, *Drepanocladus* (основные торфообразователи). Торфа, слагающие придонные горизонты залежей, сильно минерализованы.

Для исследованной части Усинского болота характерны следующие виды торфяных залежей: фускум, комплексная верховая, смешанная лесо-топяная и переходная лесо-топяная (табл. 2). Их мощности изменяются от 1.2 до 4.6 м. Степень разложения торфа колеблется от 3 до 55 %. Возраст придонных слоев торфа на глубине 420—430 см: 11350+/–70 лет, на глубине 200—210 см: 9550+/–60 лет.

Таким образом, Усинское болото является крупнейшей уникальной экосистемой типа аапа. Наиболее характерные комплексы микрорельефа: кочковато-мочажинный, грядово-мочажинный и бугристо-озерково-мочажинный. В исследованной нами центральной части Усинского болота выявлено 54 вида сосудистых растений и мохообразных. В сложении залежей принимают участие 24 вида торфа, из которых немногим более преобладают верховые (48.4 %). Мощности торфяных залежей изменяются от 1.2 до 4.6 м. Отмечена южная граница распространения островной вечной мерзлоты.

Благодарности

Выражаем глубокую благодарность и признательность фонду Мая и Тура Несслинга в г. Хельсинки за финансовую поддержку в проведении полевых работ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева Р. Н. К вопросу о бугристых болотах на Европейском северо-востоке // Тр. Коми НЦ УрО РАН. 1996. № 147. С. 92—96.

Атлас Коми АССР. М., 1964. 112 с.

Боч М. С., *Солоневич Н. Г.* Болота восточноевропейской лесотундры и их особенности // Растительность лесотундры и пути ее освоения. М.; Л., 1967. С. 182—193.

Водно-болотные угодья России. Т. 2. Ценные болота. М., 1999. 87 с.

Городков Б. Н. Вечная мерзлота в Северном крае // Тр. СОПС АН СССР. Сер. Северная. 1932. № 1. С. 1—109.

Красная книга Республики Коми. Москва—Сыктывкар, 1999. 527 с.

Красная книга РСФСР. М., 1983. 453 с.

Красная книга СССР. М., 1978. 459 с.

Никонов М. Н. Торфяной фонд Коми АССР // Торфяной фонд РСФСР. Коми АССР. М., 1958. С. 111 — XV.

Цинзерлинг Ю. Д. Очерк растительности болот по среднему течению р. Печоры // Изв. Гл. Ботан. сада СССР. 1929. Вып. 1—2. С. 95—128.

SUMMARY

The characteristics of vegetation communities and their species composition of different bog complexes of the Usinsk Bog (Republic of Komi) are given. 54 plant species are recorded in its central part. The stratigraphy of peat deposits is presented. The parts of «palsa» (frost mound) bogs with permafrost are a subject of scientific interest. The Usinsk Bog is a preserve of international importance and has been under protection since 1978.

УДК 581.526.33 : 528.931.3 (470.55) Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 4

© Т. Г. Ивченко

БОЛОТНЫЕ КОМПЛЕКСЫ ИЛЬМЕНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (ЮЖНЫЙ УРАЛ)

T. G. IVCHENKO. MIRE COMPLEXES OF THE ILMENSKY NATURE RESERVE (SOUTH URAL)

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
U2015.03@chel.elektra.ru
Поступила 16.04.2004
Окончательный вариант получен 25.08.2004

Описаны и закартированы болотные комплексы Ильменского заповедника. Приведена типология мезокомплексов по ботанико-географической классификации Т. К. Юрковской, выделено 4 блока мезокомплексов, образующих эколого-динамический ряд. Переход от евтрофных к олиготрофным болотным участкам происходит постепенно, часто с образованием кочковато-мочажинных микрокомплексов.

Ключевые слова: болотные комплексы, картирование, Южный Урал, Ильменский заповедник.

Для природоохранных территорий особое значение имеют серии подробных крупномасштабных карт растительности, служащие основой для фитомониторинга (Горчаковский, 1984), который предполагает тщательное изучение флоры и растительности эталонных участков. Такие эталонные участки болотных сообществ были изучены методом крупномасштабного картирования с закладкой малых экологических профилей на территории Ильменского государственного заповедника (ИГЗ). Масштаб картирования профилей составил 1 : 50 и 1 : 100. Растительный покров каждого из изученных нами 12 болотных массивов (мезокомплексов) представлен на карто-схемах в масштабах 1 : 2000 или 1 : 5000, в зависимости от размеров болота.

Территория заповедника расположена в восточных предгорьях Южного Урала между 57°20′—57°31′ с. ш. и 59°30′—59°50′ в. д., в пределах Челябинской обл. Площадь его — 303.8 км^2, вытянута в меридиональном направлении почти на 40 км, достигая в ширину в южной части 12 км, в северной — 5. По физико-географическому районированию территория заповедника является частью области горной страны Урала (Прокаев, 1959). Западная граница проходит по подножию Ильменского хр., восточная — по оз. Большой Кисегач и пересекает оз. Малое Миассово. Согласно геоботаническому районированию, заповедник расположен в подзоне предлесостепных березово-сосновых лесов бореальной зоны (Колесников, 1961). Преобладает лесная растительность, ею занято 81 % территории. На долю горных степей и лугов приходится по 6 %, озер — 8, болот — 1 % (вместе с заболоченными лесами — 9 %). Характерной особенностью растительности заповедника является ее резкая смена на небольших по площади участках, что связано с физико-географическими условиями района и обусловлено разнообразием горных пород, орографией, спецификой почвенного покрова, особенностями климата. Климат прибрежной полосы крупных озер характеризуется большей влажностью и более плавным ходом температурного режима, чем климат восточного склона и предгорий на участках, удаленных от озер (Скаруцкий, 1940). Это создает достаточно благоприятные условия для развития болот (Кулагин, 1962). Начало этого процесса на территориях, расположенных у подножия горных хребтов Южного Урала, на высотах до 700 м над ур. м., Н. К. Панова (1987) на основании спорово-пыльцевого анализа связывает с ранним голоценом (8—10 тыс. лет назад). Чаще всего болота формировались в результате заболачивания мелких водоемов. Болотные массивы данной территории имеют незначительные размеры, редко более 100 га, довольно многочисленны и весьма разнообразны (Дорогостайская, 1961). Для растительного покрова характерны комплексность и динамичность. Распространены кочковато-мочажинные микрокомплексы, их состав и структура рассматривались нами в рамках мезокомплексов, на которых они были описаны. При изучении мезокомплексов мы, с одной стороны, стремились отобразить особенности растительного покрова, а с другой — объединить схожие мезокомплексы в типы, придерживаясь более общей, наиболее полной и разработанной специально для картографических целей ботанико-географической классификации Т. К. Юрковской (1992).

Классификационная схема типов болотных мезокомплексов Ильменского государственного заповедника

I Класс типов — Лесные болота

Группа типов. Восточноевропейско-западносибирские низинные

1. Березовые (с примесью ольхи черной и сосны) осоковые (*Carex cinerea*, *C. juncella*, *C. elongata*). Названия латинских названий сосудистых растений приводятся по: С. К. Черепанову (1995); листостебельных мхов — М. С. Игнатову, О. М. Афониной (1992) (см. таблицу, № 1, 2).

2. Редкостойно березовые осоковые (*Carex omskiana*, *C. rostrata*, *C. lasiocarpa*) (см. таблицу, № 3).

II Класс типов — Травяно-сфагново-гипновые болота

Группа типов. Североевропейские травяно-сфагново-гипновые

3. По краю березовые в центре осоково-тростниковые с гипновыми мхами (см. таблицу, № 4).

III Класс типов — Сфагновые болота

Группа типов. Восточноевропейские сфагновые переходные

4. Кустарничково-осоково-сфагновые по краю березовые ев-мезотрофные (см. таблицу, № 5, 7).

5. Березово-сосновые кустарничково-осоково-сфагновые с выраженной микрокомплексной структурой олиго-мезотрофные (см. таблицу, № 6, 8, 9).

Группа типов. Восточноевропейские сфагновые верховые

6. Сосновые пушицево-кустарничково сфагновые с поясным распределением сообществ.

6а) Подтип — сосновые пушицево-сфагновые (см. таблицу, № 10).

6б) Подтип — сосновые кустарничково-сфагновые (см. таблицу, № 11, 12).

При рассмотрении особенностей каждого мезокомплекса была составлена схема их состава и структуры (см. таблицу). Все описанные на болотных массивах растительные сообщества представлены в виде эколого-динамического ряда по фактору трофности. В каждом звене данного ряда сообщества расположены по уменьшению градиента обводненности.

Исходя из таблицы, можно выделить 4 блока мезокомплексов, образующих ряд от евтрофноориентированных (см. таблицу, № 1—3) через мезотрофноориентированные (см. таблицу, № 7) и мезокомплексы, включающие широкий спектр сообществ разной степени трофности (см. таблицу, № 4—6, 8, 9), к олиготрофно-ориентированным (см. таблицу, № 10—12).

Евтрофноориентированные мезокомплексы образованы преимущественно евтрофными лесными болотными сообществами, развивающимися в наиболее богатых местообитаниях. В зависимости от степени проточности и минерализации грунтовых вод на изученных лесных болотах преобладают березово-осоковые (Betula pubescens—Carex cinerea + C. juncella + C. elongata) (pH — 5.6—5.8) или березово-вейниково-осоковые (Betula pubescens—Calamagrostis canescens + Carex diandra + C. omskiana + C. rostrata + C. lasiocarpa) (pH — 5.5—5.6) сообщества. Соответственно данные массивы по ботанико-географической классификации отнесены нами к 1-му и 2-му типам болот. Мезорельеф имеет плоскую форму и немного наклонную поверхность, о чем свидетельствуют дренирующие ручьи. Мощность торфяной залежи — 0.5—4 м. Флористическое разнообразие представлено 83—92 видами сосудистых растений и 15—25 — листостебельных мхов. Ценотическое разнообразие невелико, число картируемых единиц от 1 до 4. Для болот этих

Состав и структура болотных мезокомплексов

№ п/п	Болота	Этапы эколого-																				
		Евтрофный											Мезотрофный									
1	Березовое										■											
2	М. Таткуль		■	■	■						■											
3	Склоновое							■			■											
4	Зеркальное					■	■	■	■		■			■			■					■
5	Клюквенное							■	■	■	■				■		■	■	■		■	■
6	Комариное						■	■	■	■	■		■			■	■				■	■
7	Конное	■	■					■			■					■	■		■	■	■	
8	Маленькое							■					■			■	■				■	■
9	Долгая Курья										■		■				■			■	■	■
10	Треугольное		■								■											
11	Багульниковое		■								■	■										
12	Верховое							■			■											

типов не характерно наличие микрокомплексов, все картируемые единицы представлены фитоценомерами в ранге ассоциаций.

Далее в эколого-динамическом ряду следуют болотные мезокомплексы, представляющие собой переход от евтрофной стадии болотообразовательного процесса к олиготрофной. Они могут включать в себя как широкий спектр сообществ разной степени трофности (см. таблицу, № 4—6, 8, 9), так и быть мезотрофноориентированными, т. е. не иметь в своем составе олиготрофных участков (см. таблицу, № 7). В ценотическом плане это наиболее разнообразные болотные массивы, число картируемых единиц (в ранге ассоциаций и микрокомплексов) от 8 до 11. Видовое разнообразие колеблется от 58 до 98 видов сосудистых растений и от 24 до 43 — листостебельных мхов. Значительная разница в числе видов объясняется, на наш взгляд, долевым участием евтрофной, мезотрофной и олиготрофной частей в общем спектре мезокомплекса. В наиболее флористически богатых мезокомплексах с 96—98 видами сосудистых растений и 31—43 — листостебельных мхов в равной степени представлены растительные сообщества разного типа питания и увлажнения. Меньшее число видов — 84 и 25 соответственно — отмечено в мезотрофноориентированном комплексе (см. таблицу, № 7), преобладание олиготрофного, флористически бедного компонента снижает видовое разнообразие до 58—69 видов сосудистых растений и 24—27 — листостебельных мхов.

Данный блок мезокомплексов представлен болотными массивами разных ботанико-географических типов. Особый интерес во флористическом и фитоценотическом аспектах представляет болотный массив «Зеркальный» (рис. 1), относящийся к типу лесных евтрофных болот по краю березовых, в центре осоково-тростниковых с гипновыми мхами (см. таблицу, № 4). Общая его площадь — 31.024 га. Он имеет озерное происхождение и залегает у подножия горы Лысой, представляя собой по геоморфологической классификации болото с проточной котловиной, расположенное у основания высоких гор (Маковский, 1978). Всю южную и западную его части (44.9 %) занимают березово-осоковые сообщества. В северной час-

Ильменского государственного заповедника

динамического ряда									Ценотическое разнообразие (число картируемых единиц)	Число видов	
Олиготрофный										сосудистые растения	листостебельные мхи
									1	83	15
									4	92	17
									2	83	25
	■			■	■		■		9	98	43
	■	■		■	■	■			10	98	40
				■	■	■			11	96	31
									8	84	25
■		■		■	■	■			10	58	24
■		■		■	■	■		■	8	69	27
						■			3	52	24
■	■		■		■		■	■	8	70	33
■	■				■		■		4	76	30

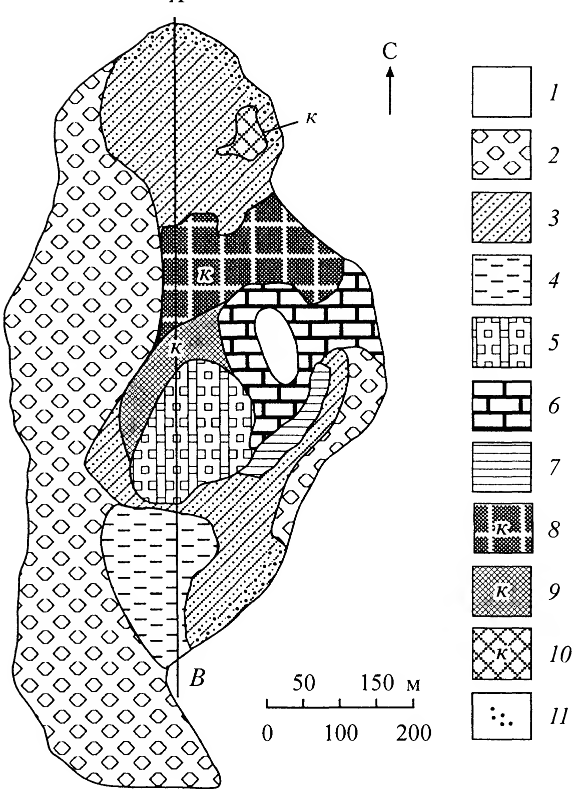

Рис. 1. Карта-схема болота «Зеркальное» (Миассовское лесничество, кв. 69/73, июль, 1999 г.).

1 — остаточное дистрофное озерко (занимает 1.3 % от общей площади болота). Сообщества: *2* — березово-осоковые, *3* — редкостойно березово-вейниково-осоковые, *4* — березово-ольхово-осоково-моховые, *5* — осоково-тростниково-гипновые, *6* — тростниково-сфагновые, *7* — осоково-сфагновые (Carex cinerea + C. limosa—Sphagnum obtusum + S. teres) (1.6 %). Кочковато-мочажинные микрокомплексы: *8* — гомотрофотипный мезотрофный (7.7 %): кочки — березово-сосново-кустарничково-осоково-сфагновые (*Sphagnum warnstorfii*, *S. fimbriatum*), мочажины — осоково-сфагновые и вахтово-топяноосоковые с пузырчаткой и гипновыми мхами, *9* — гетеротрофотипный олиго-евтрофный (4.1 %): кочки — сосново-кустарничково-сфагновые (*Sphagnum magellanicum*) и сосново-кустарничково-сфагновые (*Sphagnum fuscum*), мочажины — тростниково-сфагновые (*Sphagnum teres*), *10* — гомотрофотипный олиготрофный (0.8 %): кочки — березово-сосново-кустарничково-сфагновые, мочажины — пушицево-сфагновые (*Sphagnum balticum*, *S. fallax*), соотношение 86.5 : 13.5 %, *11* — внемасштабные знаки: *Phragmites australis.*

ти (18.3 %) они переходят в более бедные и обводненные березово-вейниково-осоковые фитоценозы, преобладающие на болотах первых двух типов.

При продвижении к центру массива они замещаются на сообщества гомотрофотипного мезотрофного кочковато-мочажинного комплекса (рис. 2) сосново-кустарничково-осоково-сфагновых (*Sphagnum warnstorfii*, *S. fimbriatum*) кочек (уровень болотных вод (УБВ) — −10—−20 см (ниже поверхности моховой дернины), pH — 4.9—5.0) + вахтово-топяноосоковых с пузырчаткой и гипновыми мхами (УБВ — +5—+7 см, pH — 4.9—5.1) и осоково-сфагновых (*Sphagnum obtusum*, *S. teres*) (УБВ — 0—−3 см, pH — 4.8—5.0) мочажин. Высота кочек — 25—40 см, диаметр от 1.0 до 3.5 м. Соотношение элементов 47.2 : 7.4 : 45.4 %.

Далее на юг описан гетеротрофотипный олиго-евтрофный кочковато-мочажинный микрокомплекс сосново-кустарничково-сфагновых со *Sphagnum magellanicum* и сосново-кустарничково-сфагновых со *S. fuscum* кочек + тростниково-сфагновых (*S. teres*) мочажин. Соотношение — 20.7 : 6.7 : 72.6 %. Образование его

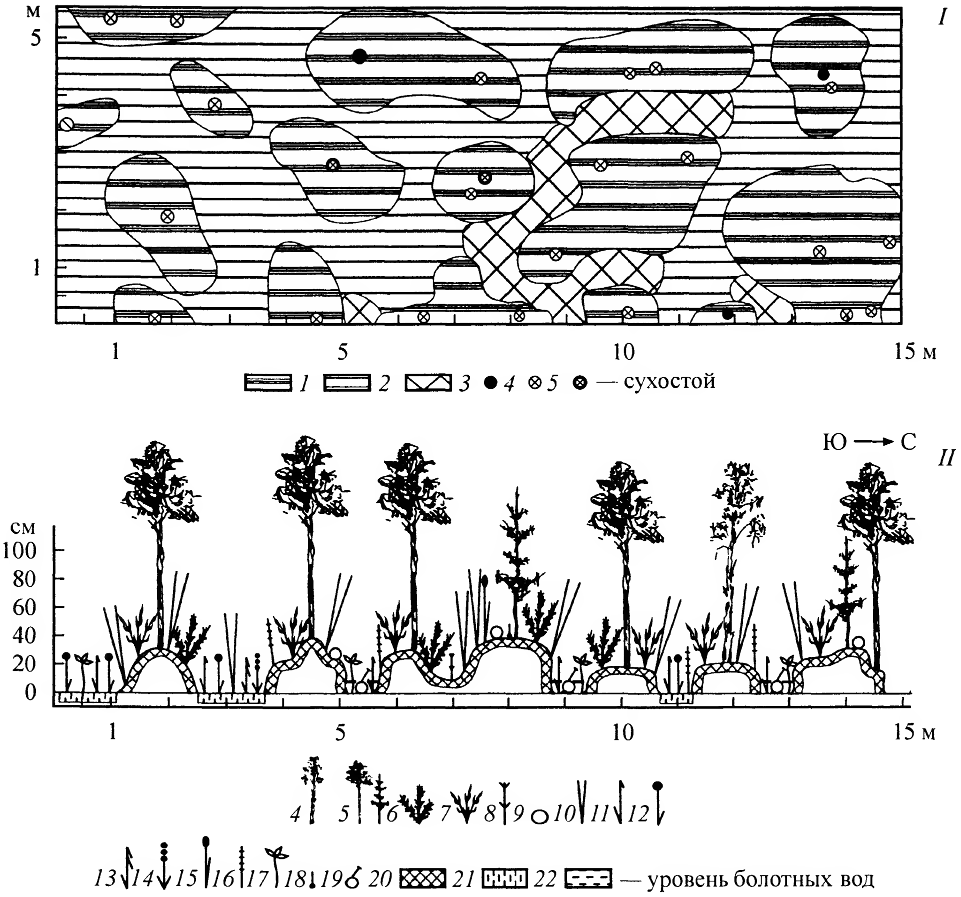

Рис. 2. Горизонтальная (*I*) и вертикальная (*II*) проекции мезотрофного кочковато-мочажинного микрокомплекса болота «Зеркальное» (июль, 1999 г.).

I — сообщества: *1—3* — см, в тексте; *4*, *5* — деревья; *II* — виды: *4* — *Betula pubescens*, *5* — *Pinus sylvestris*, *6* — *Ledum palustre*, *7* — *Chamaedaphne calyculata*, *8* — *Andromeda polifolia*, *9* — *Oxycoccus palustris*, *10* — *Carex lasiocarpa*, *11* — *C. limosa*, *12* — *C. cinerea*, *13* — *C. paupercula*, *14* — *C. diandra*, *15* — *Calamagrostis canescens*, *16* — *Equisetum fluviatile*, *17* — *Menyanthes trifoliata*, *18* — *Drosera rotundifolia*, *19* — *Utricularia intermedia*, *20* — *Sphagnum warnstorfii* + *S. fimbriatum*, *21* — *S. obtusum* + *S. teres*.

связано с наиболее молодой частью массива, занятой тростниково-сфагновыми (Phragmites australis — Sphagnum teres) (pH — 5.5—5.7) фитоценозами, представляющими мезо-евтрофную сплавину вокруг остаточного озерка.

Центральную часть массива занимают осоково-тростниково-гипновые сообщества (Carex cinerea + C. chordorrhiza + Phragmites australis—Campylium stellatum + + Calliergon cordifolium), их площадь составляет 2.17 га или 7.0 % от общей площади болота. Эдификатором является *Phragmites australis*, высотой — 100—150 (200) см, образующий фон. Микрорельеф не выражен, вся поверхность перекрыта остатками стеблей тростника. УБВ — –5—+ 5 см, pH — 5.5—5.7. В данных сообществах отмечены все виды ив, кроме *Salix caprea* и *S. pyrolifolia*, указанные Е. В. Дорогостайской (1961) для болот ИГЗ, а также *Juncus stygius* — амфиатлантический, бореально-гипоарктический, болотный вид, находящийся на восточном пределе своего ареала, и *Pseudocalliergon trifarium* — гипоарктогорный, болотный вид, реликт ледниковой эпохи, впервые найденный на территории Урала (Дьяченко, 2001).

Всего на болотном массиве произрастает 19 видов сосудистых растений и 6 — листостебельных мхов, являющихся редкими и исчезающими для территории Южного Урала (Горчаковский, Шурова, 1982; Кучеров и др., 1987; Дьяченко, 1999), среди них *Dactylorhiza incarnata*, *Hammarbya paludosa* , *Liparis loeselii*, *Thelypteris palustris*, *Hygrohypnum duriusculum*, *Limprichtia revolvens*, *Sphagnum contortum* и др.

Южная часть болота (6.8 %) представлена березово-ольхово-осоково-моховыми сообществами (Betula pubescens + Alnus glutinosa—Carex cinerea + C. rostrata + C. lasiocarpa—Calliergon giganteum + Sphagnum teres + S. squarrosum) (pH — 5.4—5.6).

В основном переходный блок представлен мезокомплексами восточноевропейской сфагновой переходной группы типов.

Сфагновые переходные болота, как отмечает Т. К. Юрковская (1992), имеют наиболее обширный географический ареал и рассматриваются как начальная фаза развития сфагновых болот. Чаще всего они имеют озерное происхождение. Характерны плоская или слегка выпуклая форма поверхности, волнистый микрорельеф, сглаженный хорошо развитым сфагновым покровом, а также смешанный тип питания. На изученных нами мезокомплексах этой группы типов болотообразовательный процесс, согласно Е. А. Галкиной (1946), идет по центрально-олиготрофному или по смешанному путям развития. Среди гомогенных наиболее часто встречаются вейниково-осоково-сфагновые растительные сообщества (*Calamagrostis canescens* + *Carex rostrata* + *C. cinerea* + *C. lasiocarpa*—*Sphagnum obtusum* + *S. squarrosum* + *S. teres*) (УБВ — 0—-5 см, pH — 4.7—4.9). Среди микрокомплексов распространены гомотрофотипные мезотрофные кочковато-мочажинные микрокомплексы, в мочажинах которых наряду с осоково-сфагновыми фитоценозами представлены осоковые сообщества с пузырчаткой и гипновыми мхами, характерные для северных травяно-сфагново-гипновых болот. Развитие таких сообществ на изученной территории является особенностью южноуральских низкогорных болот, что, вероятно, связано с влиянием горного рельефа (Ивченко, 2003).

На данных мезотрофных болотных массивах можно наблюдать различные пути перехода от ев-мезотрофных болотных участков к олиготрофным. Наиболее часто этот процесс происходит через ряд кочковато-мочажинных микрокомплексов, закономерно сменяющих друг друга в пространстве.

Так, в относительно богатых по условиям питания местообитаниях чаще всего развиваются сообщества, образующие гомотрофотипный мезотрофный кочковато-мочажинный микрокомплекс (рис. 3) сосново-кустарничково-осоково-сфагновых (*Sphagnum warnstorfii*, *S. fimbriatum*) кочек (УБВ — -10—-15 см, pH — 4.9—5.0) + вейниково-осоково-сфагновых (УБВ — 0, pH — 4.7—4.9) и вахтово-волосистоплодно-осоковых с пузырчаткой и гипновыми мхами (УБВ — +6 см, pH — 4.9—5.1) мочажин с соотношением элементов 42—45 : 46—49 : 9—10 %. Это наиболее часто встречающийся среди мезотрофных микрокомплекс. Общая его площадь — 4.438 га или 2.1 %.

Далее идет процесс олиготрофизации как повышений, так и понижений микрорельефа, что приводит к образованию на кочках сначала олиготрофных березово-сосново-кустарничково-сфагновых (*Sphagnum magellanicum*) (УБВ — -15—-25 см, pH — 3.5—3.7) (рис. 4), затем березово-сосново-кустарничково-сфагновых фитоценозов со *Sphagnum fuscum* (УБВ — -20—-35 см, pH — 3.2—3.4) (рис. 5), в мочажинах развиваются мезотрофные осоко-сфагновые сообщества (УБВ — 0, pH — 4.6—4.8). В дальнейшем мочажины через мезоолиготрофные пушицево-сфагновые (*Sphagnum obtusum*, *S. balticum*) фитоценозы (УБВ — -2—-5 см, pH — 3.6—3.8) также вступают в олиготрофную стадию развития, тем самым осуществляется постепенный переход от ев-мезотрофных сообществ к олиготрофным.

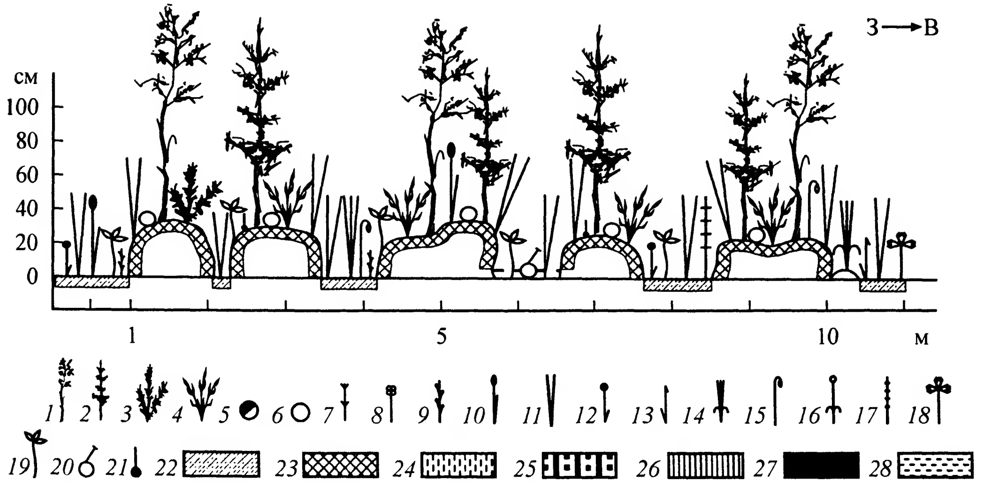

Рис. 3. Вертикальная проекция гомотрофотипного мезотрофного кочковато-мочажинного микрокомплекса (болото «Комариное»).

Здесь и на рис. 4 и 5. Виды: *1 — Betula pubescens*, *2 — Pinus sylvestris*, *3 — Ledum palustre*, *4 — Chamaedaphne calyculata*, *5 — Oxycoccus microcarpus*, *6 — O. palustris*, *7 — Andromeda polifolia*, *8 — Scheuchzeria palustris*, *9 — Hammarbya paludosa*, *10 — Calamagrostis canescens*, *11 — Carex lasiocarpa*, *12 — C. cinerea*, *13 — C. limosa*, *14 — C. omskiana*, *15 — Eriophorum polystachion*, *16 — E. vaginatum*, *17 — Equisetum fluviatile*, *18 — Comarum palustre*, *19 — Menyanthes trifoliata*, *20 — Utricularia intermedia*, *21 — Drosera rotundifolia*, *22 — Sphagnum obtusum + S. squarrosum + + S. teres*, *23 — S. warnstorfii + S. fimbriatum*, *24 — S. obtusum + S. teres*, *25 — S. magellanicum*, *26 — S. obtusum + + S. balticum*, *27 — S. fuscum*, *28* — уровень болотных вод.

Олиготрофноориентированный блок мезокомплексов представлен сосновым пушицево-кустарничково-сфагновым (с поясным распределением сообществ) типом восточноевропейских верховых болот. Характерны слабо выпуклая поверхность, волнисто-кочковатый микрорельеф и питание за счет атмосферных осадков. Болотообразовательный процесс идет по периферически олиготрофному пути развития. Видовой состав включает 52—76 видов сосудистых растений и 24—33 — листостебельных мхов. На флористическое разнообразие данных мезокомлексов в значительной степени влияет видовое богатство евтрофных сообществ окраины

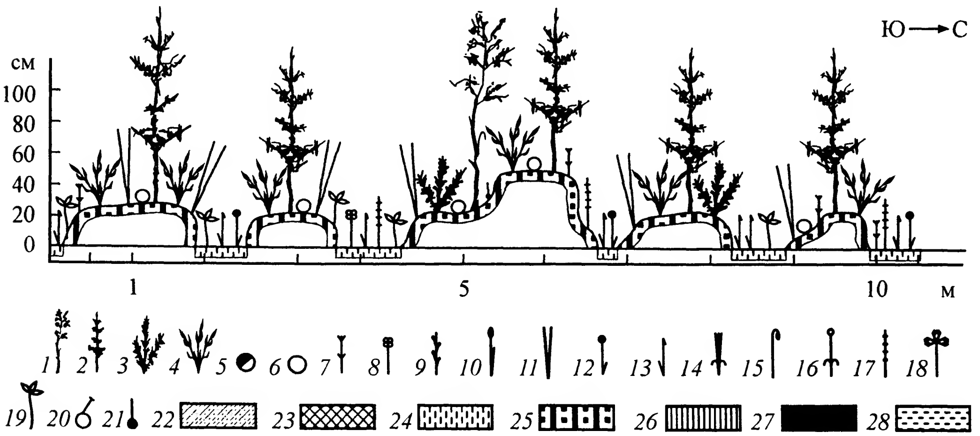

Рис. 4. Вертикальная проекция гетеротрофотипного олиго-мезотрофного кочковато-мочажинного микрокомплекса (болото «Долгая Курья»).

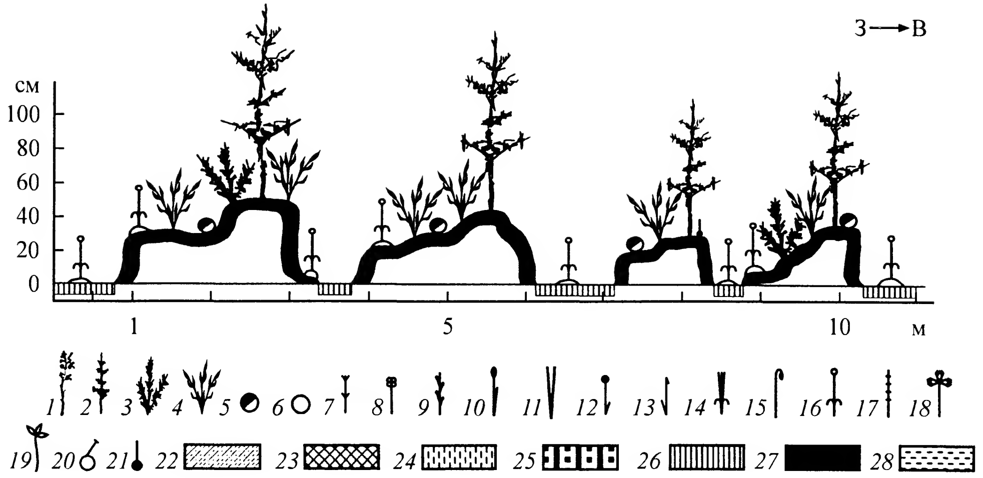

Рис. 5. Вертикальная проекция гомотрофотипного олиготрофного кочковато-мочажинного микрокомплекса (болото «Маленькое»).

болотных массивов. Ценотическое разнообразие невелико, число картируемых единиц (в ранге ассоциаций и микрокомплексов) от 3 до 8.

На изученной территории было описано 3 болотных массива этого типа, относящихся к 2 подтипам. Основные различия между ними сводятся к доминантам в травяно-кустарничковом ярусе, в первом подтипе доминирует *Eriophorum vaginatum*, во втором — кустарнички. Также в первом подтипе горизонтальная структура сообществ имеет мозаичный характер и более высокий уровень болотных вод, тогда как во втором — имеют место кочковато-мочажинные микрокомплексы.

Болотный массив «Багульниковое» представляет сосново-кустарничково-сфагновый подтип данного типа. Он расположен в межувальном понижении и имеет озерное происхождение. Толщина торфяной залежи в центральной части составляет 7.0—7.5 м, включая 2.0—2.5 м сапропеля. Площадь — 5.926 га.

При рассмотрении смен растительности по профилю от центра болота к восточному краю можно проследить современные этапы олиготрофной стадии болотообразовательного процесса. Центральную часть болота (0.179 га или 3.0 %) занимает гомотрофотипный олиготрофный кочковато-мочажинный микрокомплекс (рис. 6) сосново-кустарничково-сфагновых со *Sphagnum angustifolium* (УБВ — –4—–7 см, pH — 3.6—3.9) и сосново-кустарничково-сфагновых со *S. fuscum* (УБВ — –25—–35 см, pH — 3.2—3.4) кочек + пушицево-сфагновых (*Sphagnum obtusum*, *S. balticum*) (УБВ — –3 см, pH — 3.6—3.8) мочажин. Соотношение элементов — 6.4 : 38.3 : 55.3 %. Далее по профилю встречаются гомогенные сосново-кустарничково-сфагновые со *Sphagnum fuscum* сообщества, которые являются следующим этапом болотообразовательного процесса, их площадь — 0.062 га или 1.1 %.

Бóльшая часть массива представлена фитоценозами, образующими гомотрофотипный олиготрофный кочковато-мочажинный микрокомплекс березово-сосново-кустарничково-сфагновых кочек (УБВ — –30—–50 см, pH — 3.4) и пушицево-сфагновых (*Sphagnum balticum*, *S. fallax*) (УБВ — –5—–10 см, pH — 3.6) мочажин с соотношением элементов — 90.4 : 9.6 % и площадью 3.817 га или 64.4 %. Данный микрокомплекс является самым распространенным и занимает 30.385 га или 14.2 % от общей изученной территории.

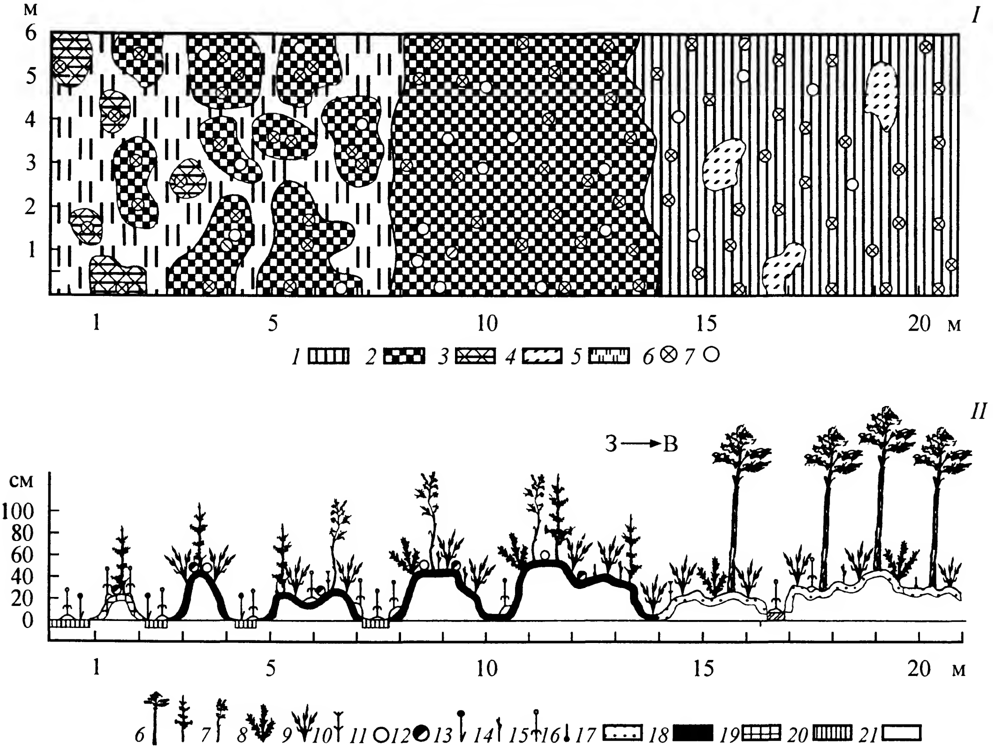

Рис. 6. Горизонтальная (I) и вертикальная (II) проекции центральной части болота «Багульниковое» (июль, 1999 г.).

I — сообщества: *1—5* — см. в тексте: *6, 7* — деревья; *II* — виды: *6* — *Pinus sylvestris*, *7* — *Betula pubescens*, *8* — *Ledum palustre*, *9* — *Chamaedaphne calyculata*, *10* — *Andromeda polifolia*, *11* — *Oxycoccus palustris*, *12* — *O. microcarpus*, *13* — *Carex cinerea*, *14* — *Vaccinium vitis-idaea*, *15* — *Eriophorum vaginatum*, *16* — *Drosera rotundifolia*, *17* — *Sphagnum angustifolium* + *S. magellanicum*, *18* — *S. fuscum*, *19* — *S. angustifolium*, *20* — *S. obtusum* + *S. balticum*, *21* — *S. balticum* + *S. fallax*.

В восточной части данного массива сообщества повышенных участков микрорельефа замещаются березово-сосново-кустарничково-зеленомошными фитоценозами (Pinus sylvestris—Ledum palustre + Chamaedaphne calyculata—Pleurozium schreberi), представляющими наиболее зрелую стадию развития рямов. УБВ в разные годы колеблется от –50 до –90 см и ниже. Мочажины с пушицево-сфагновыми (*Sphagnum balticum*, *S. fallax*) сообществами встречаются редко. Соотношение элементов соответственно равно 94 : 6 %.

В заключение следует подчеркнуть, что, несмотря на малую площадь (1 %), занимаемую болотами на территории Ильменского заповедника, они довольно разнообразны, им свойственны динамичность и комплексная структура. Среди микрокомплексов распространены кочковато-мочажинные, их доля составляет 24 % от общей закартированной площади. Характерны гомотрофотипные микрокомплексы с обводненными мочажинами, занятыми вахтово-осоковыми с пузырчаткой и гипновыми мхами сообществами. Окраины болотных массивов занимают евтрофные травяные или лесные фитоценозы. Среди олиготрофных распространены лесные сфагновые сообщества. Переход от евтрофных к олиготрофным болотным участкам происходит постепенно и часто с образованием и развитием микрокомплексов. Отображение хорологии растительных сообществ каждого болотного массива на серии крупномасштабных карто-схем является основой для изучения современного состояния, хода и направленности болотообразовательного процесса, что в дальнейшем позволит выявить общие региональные черты и особенности южноуральских горных болот.

Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность академику П. Л. Горчаковскому за ценные консультации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Галкина Е. А. Болотные ландшафты и принципы их классификации // Сб. науч. работ БИН им. В. Л. Комарова, выполненных в Ленинграде за три года Великой Отечественной войны (1941—1943). Л., 1946. С. 139—156.

Горчаковский П. Л. Антропогенные изменения растительности: мониторинг, оценка, прогнозирование // Экология. 1984. № 5. С. 3—16.

Горчаковский П. Л., Шурова Е. А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М., 1982. 207 с.

Дорогостайская Е. В. Конспект флоры цветковых растений Ильменского заповедника // Тр. Ильмен. гос. заповедника им. В. И. Ленина. 1961. Вып. 8. С. 9—50.

Дьяченко А. П. Флора листостебельных мхов Урала. Екатеринбург, 1999. Ч. II. 384 с.

Дьяченко А. П. *Bryum stirtonii* Bruch et Schimp. in B. S. G. и *Pseudocalliergon trifarium* (Web. et Mohr) Loeske — новые для Урала виды мхов // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока. Красноярск, 2001. С. 65—66.

Ивченко Т. Г. Состав и структура болотных комплексов Ильменского государственного заповедника (Южный Урал) // Бот. исслед. в азиатской России: Матер. XI съезда РБО. Барнаул, 2003. Т. 2. С. 367—368.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР. М., 1992. Т. 1—2. С. 1—127.

Колесников Б. П. Очерк растительности Челябинской области в связи с ее геоботаническим районированием // Тр. Ильмен. гос. заповедника им. В. И. Ленина. 1961. Вып. 8. С. 105—130.

Кулагин Ю. З. Типы болотных лесов Ильменского заповедника и их динамика // Матер. по изучению флоры и растительности Урала. Свердловск, 1962. С. 66—73.

Кучеров Е. В., Мулдашев А. А., Галеева А. Х. Охрана редких видов растений на Южном Урале. М., 1987. 208 с.

Маковский В. И. Растительность и стратиграфия торфяной залежи болот в окрестностях озер Большое Миассово, Большой и Малый Таткуль // Биогеоценологические исследования на Южном Урале. Свердловск, 1978. Вып. 108. С. 35—52.

Панова Н. К. История лесной и болотной растительности центральной горной провинции Южного Урала в голоцене: (По данным спорово-пыльцевого анализа торфа): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1987. 23 с.

Прокаев В. И. О теоретических основах физико-географического районирования Урала // Изв. Всесоюз. геогр. об-ва. 1959. Т. 91. № 2. С. 115—120.

Скаруцкий А. А. Климат // Ильменский государственный заповедник им. В. И. Ленина. Челябинск, 1940. С. 101—115.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 990 с.

Юрковская Т. К. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий. СПб., 1992. 256 с.

SUMMARY

Mire complexes of different rank are described and mapped in the Ilmensky Nature Reserve. The types of meso-relief complexes are distinguished according T. K. Yurkovskaya's botanic-geographical classification. There are four blocks of the meso-relief complexes, the latter forming an ecological-dynamic series. Transition from eutrophic mires to oligotrophic ones occurs gradually and is often accompanied by formation and development of micro-relief complexes.

УДК 581.526
Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 4

© О. М. Вершинина

ЭФЕМЕРОИДЫ ПАРКОВ ПЕТЕРГОФСКОЙ ДОРОГИ (САНКТ-ПЕТЕРБУРГ)

O. M. VERSHININA. EPHEMEROIDS OF PETERHOF ROAD PARKS (ST. PETERSBURG)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 11.11.2004

Сады и парки Петергофской дороги — уникальная система растительных сообществ, созданных человеком с применением видов аборигенной и интродуцированной флоры. На протяжении 3 столетий сформировались нетипичные для данного региона растительные ассоциации со значительным участием широколиственных пород. В данном исследовании изучен состав эфемероидов парков Ораниенбаум, Сергиевка, Английский парк, Михайловка, Ново-Знаменка, Александрино. Выявлена приуроченность эфемероидов к определенным парковым сообществам. Некоторые виды, характерные в естественных условиях для широколиственных лесов, на территории парков также обильны в мелколиственных и хвойных фитоценозах.

Ключевые слова: Санкт-Петербург, Петергофская дорога, парки, эфемероиды, растительное сообщество.

Насаждения парков Петергофской дороги представляют собой своеобразную экологическую систему. Данная территория относится к Приморско-Нарвскому низинному округу Прибалтийской провинции, расположенной на стыке с зоной широколиственных лесов. Для этого района характерны сосновые и еловые леса из группы зеленомошников и долгомошников с большим участием в кустарничковом покрове багульника и вороники, что характерно для более северных районов таежной зоны (Матвеева, Семенова-Тян-Шанская, 1960).

Высаженные в большом количестве на ранних этапах создания усадеб Петергофской дороги широколиственные древесные породы значительно изменили фитоценотические условия на территории парков, в связи с чем представляется интересным изучить состав эфемероидов парковых сообществ.

К настоящему времени данное направление исследования практически не развито. Существуют описания экологических и фитоценотических свойств эфемероидов естественных сообществ. Так, например, детально описаны эфемероиды лесостепных дубрав: *Scilla sibirica*, *Gagea lutea*, *Corydalis halleri*, *Anemone ranunculoides*, *Ficaria verna* (Горышина, 1969).

В исследованиях растительных сообществ эфемероиды чаще всего учитываются не как отдельная синузия, а как виды травяного яруса вообще, и приводятся в общем списке.

Довольно часто эфемероиды используются в названиях растительных сообществ широколиственных лесов как характерные виды определенных ассоциаций. С. Ф. Курнаев (1980) выделил в числе определенных им типов широколиственных лесов зеленчуковый и пролесковый типы липняков и ясене-липняков, а также зеленчуковый и пролесково-гравилатовый типы дубо-липняков. В. С. Порфирьев (1960) определил цикл Mercurialiosa как характерный для широколиственных лесов, но совмещающийся с циклами южной тайги в подзоне хвойно-широколиственных лесов. Здесь цикл понимается как объединение группы ассоциаций, связанных общностью состава и сложения нижних ярусов и различающихся по составу древостоя. Эти ценотические комплексы закономерно обусловлены определенными типами сочетаний прямо действующих факторов среды и, помимо того, определяются закономерностями смены пород.

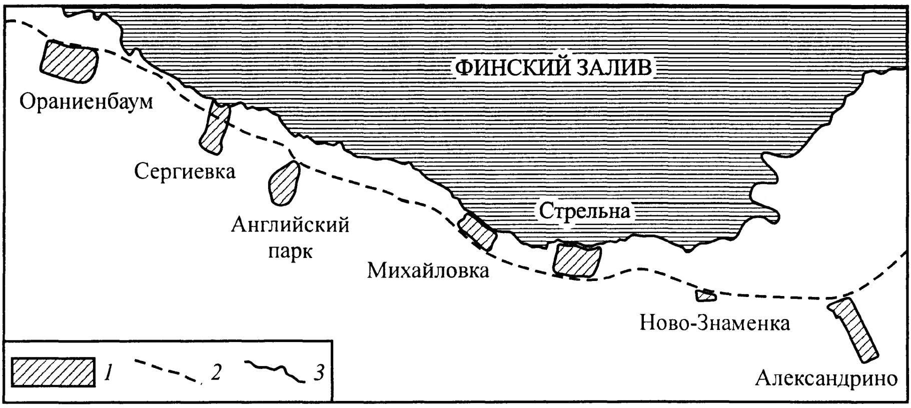

Схема расположения парков Петергофской дороги.
1 — территория парков, *2* — Петергофская дорога, *3* — береговая линия.

Материал и методика

В нашем исследовании проведено изучение растительных сообществ парков Ораниенбаум, Сергиевка (парк Биологического института (БиНИИ)), Английский парк, Михайловка, Ново-Знаменка, Александрино (см. рисунок).

Исследованные парки различаются по составу эфемероидов (табл. 1).

Результаты исследования

В **парке Ораниенбаум** были встречены следующие виды: ветреница дубравная (*Anemone nemorosa* L.), ветреница лютиковая (*A. ranunculoides* L.), хохлатка плотная (*Corydalis solida* (L.) Clairv. = *C. halleri* Willd.), чистяк весенний (*Ficaria verna* Huds.), зеленчук желтый (*Galeobdolon luteum* Huds.), пролесник многолетний (*Mercurialis perennis* L.).

Ветреница дубравная на территории парка обильна, в большинстве контуров обладает высокой жизненностью. В ельниках проективное покрытие (ПП) ветреницы дубравной значительно варьирует. В контурах, представленных ельниками кисличными, ПП — от 5 до 75 %, в сосно-ельнике звездчатково-кисличном — 85,

ТАБЛИЦА 1

Наличие эфемероидов в парках Петергофской дороги

Виды	Ораниенбаум	Сергиевка	Английский парк	Михайловка	Ново-Знаменка	Александрино
Anemone nemorosa	+	+	+	+	—	+
Anemone ranunculoides	+	+	+	+	—	—
Corydalis intermedia	—	+	—	—	—	—
Corydalis solida	+	+	—	—	—	—
Ficaria verna	+	+	+	+	+	+
Gagea lutea	—	+	—	+	—	—
Galeobdolon luteum	+	+	—	—	—	—
Mercurialis perennis	+	+	—	—	—	—
Pulmonaria obscura	—	+	—	—	—	—

в дубо-ельнике кислично-сфагновом — 35, в дубо-березо-ельнике звездчатково-кисличном — 25, в березо-ельнике чернично-кисличном — 20. В березняках, дубняках, кленовниках и сероольшатниках ветреница дубравная также обильна: в дубо-березняке звездчаковом ПП — 90 %, в елово-сосно-березняке кислично-звездчатковом — 85, в елово-дубо-березняке черничном — 70, в елово-березняке вейниковом — 55, в елово-осино-березняке черничном — 40, в дубо-березняке хвощовом — 25, в дубо-елово-березняке звездчатковом — 25, в клено-березняке звездчатковом — 15, в елово-березняке звездчатково-голокучниковом — 15, в березняке звездчатковом — 10, в елово-березняке зеленчуково-звездчатковом — 15 %. В елово-клено-дубняке хвощовом ПП — 55 %, в клено-дубняке зеленчуково-снытевом — 15. В березо-кленовнике снытевом — 80 %, в липо-кленовнике вейниково-зеленчуковом — 60, в елово-дубо-кленовнике звездчатковом — 45. В сероольшатнике снытевом — 35 %. В сосняке ожиковом ветреница дубравная имеет сравнительно более низкую жизненность, генеративные части развиваются только у некоторых экземпляров, ПП — не более 30 %. На лугах овсяницевых ПП — 25 %, овсяницево-разнотравных — 55. В свидинниках участие ветреницы дубравной максимально вариативно: от единичных находок до ПП, равного 70 %.

Ветреница лютиковая была встречена только в кленовнике снытевом, куртина занимает 5 % от площади фитоценоза, ПП внутри пятна доминирования — 100 %.

Хохлатка плотная обнаружена только двумя куртинками в кленовнике снытевом, ПП — 10 %, внутри пятна доминирования ПП — 100 %.

Чистяк весенний сравнительно малообилен на территории парка. Максимальное проективное покрытие чистяка весеннего в вязо-липо-кленовнике чистяково-снытевом — 50 %. Единично чистяк встречается в березняке вейниковом, березо-липняке снытево-таволговом, в малиннике снытевом, на лугах овсяницевых.

Зеленчук желтый имеет максимальный диапазон варьирования проективного покрытия в кленовниках. В сероольхово-кленовнике снытево-зеленчуковом ПП — 90 %, в липо-кленовнике вейниково-зеленчуковом — 80, в дубо-кленовнике звездчатковом — 50, в кленовнике звездчатковом — 45, в липо-кленовнике овсяницевом — 40, в липо-кленовнике хвощовом — 15, в елово-липо-кленовнике хвощово-редкотравном — 5 %. Единично зеленчук встречается в кленовнике таволгово-кочедыжниковом и липо-кленовнике землянично-снытевом. В ельниках зеленчук имеет более низкую жизненность, встречается в значительной степени агрегированно. В дубо-березо-ельнике звездчатково-кисличном ПП максимальное — 45 %, в клено-липо-ельнике хвощово-кочедыжниковом — 25, в сосно-ельнике звездчатково-кисличном — 5, в дубо-ельнике кислично-сфагновом — 5, единично в дубо-березо-ельнике сфагново-черничном. В березняках зеленчук интенсивно цветет, но ни в одном из описанных контуров не формирует сплошной покров. В елово-березняке зеленчуково-звездчатковом ПП — 35 %, в елово-сосно-березняке кислично-звездчатковом — 25, в елово-березняке звездчатково-голокучниковом — 25, в елово-березняке вейниковом — 15, в дубо-сосно-березняке снытево-звездчатковом — 5, в дубо-березняке хвощовом — 5. В дубняках и липняках зеленчук распределен сравнительно равномерно по территории фитоценозов и обладает высокой жизненностью. В клено-дубняке зеленчуково-снытевом — 45 %, в липо-дубняке зеленчуково-хвощовом — 40, в клено-липо-дубняке хвощово-вейниковом — 20. В елово-липняке зеленчуково-кисличном — 25, в березо-липняке зеленчуково-ландышевом — 25, в березо-елово-липняке кочедыжниковом — 10, в дубо-елово-липняке чиново-зеленомошном — 10, в дубо-липняке чиновом — 10, в клено-ясене-липняке хвощово-кочедыжниковом — 5, в елово-дубо-липняке вейниковом — 5. Из кустарниковых фитоценозов зеленчук встречен только в малиннике звездчатковом, ПП — 15 %. В сероольшатнике снытевом зеленчук встречается единично.

Пролесник многолетний был встречен только в клено-дубняке снытевом, ПП — 5 %.

На территории **парка БиНИИ (Сергиевка)** были обнаружены: *Anemone nemorosa*, *A. ranunculoides*, *Corydalis intermedia* (L.) Merat[1] (хохлатка средняя) *Corydalis solida*, *Ficaria verna*, *Gagea lutĕa* (L.) Ker-gawe. (гусиный лук желтый), *Galeobdolon luteum*, *Mercurialis perennis*, *Pulmonaria obscura* Dumort. (медуница неясная).

Проективное покрытие **ветреницы дубравной** достигает наибольшего значения в сосно-березняке сфагново-седеющевейниковом — 80 %, внутри пятен доминирования — до 90 %. В ельниках (ельники зеленомошно-кисличные, ельники чернично-кисличные, березо-ельники кисличные, березо-ельники чернично-кисличные) ПП в конце апреля меньшее (60—65 %), что, возможно, связано с более медленным прогреванием почвы. В начале мая ПП достигает 95 %. Максимальное значение — близкое к 100 % — наблюдается в первой декаде мая в березо-черноольхово-ельниках. Также заметный аспект ветреница дубравная дает в осинниках (преимущественно осинники снытевые) и черноольшатниках кочедыжниковых — до 20 %. На лугах снытевых ПП составляет не более 15 %. В сосно-березняке кислично-щучковом оно наименьшее — 10 %.

Ветреница лютиковая появляется позже ветреницы дубравной на 7—10 дней. Максимальное проективное покрытие в елово-сосно-кленовнике малиново-снытевом на верхней террасе — 100 % с частичным перекрыванием вегетативных частей. В свидинниках на верхней террасе ПП достигает 80 %, в липо-кленовнике снытевом на нижней террасе встречается плотными куртинами при доминировании ветреницы дубравной, ПП составляет 40 %. На белокопытниковом лугу нижней террасы возле дворца оно не менее 45 %.

Хохлатка средняя появляется на неделю позже, чем хохлатка плотная. Встречается на лугах ежовых и ежово-разнотравных, ПП достигает 15 % на склоне возле дворца. На лугах овсяницево-разнотравных — не более 10 %.

Хохлатка плотная встречена только в дубо-клено-липняке снытевом и ясенелипняке рябинниково-кочедыжниково-снытевом на верхней террасе, ПП — 25—30 %. Единично выходит на луга, граничащие с указанными сообществами.

Чистяк весенний встречен в черноольшатнике седеющевейниковом, где ПП достигает 10 %. Также ПП чистяка равно 10 % на снытево-разнотравных лугах нижней террасы. На овсяницево-разнотравных и ежово-разнотравных лугах верхней террасы ПП — до 20 %. Кроме того, чистяк постоянно участвует плотными куртинками в травяном покрове вдоль дренажных систем.

Гусиный лук желтый встречается на верхней террасе вдоль лугов овсяницевых и овсяницево-разнотравных вдоль дорожек и на опушке лесных контуров, ПП в обоих случаях достигает 10 %. Также единично встречается на лугах снытевых и снытево-разнотравных на нижней террасе.

Зеленчук желтый имеет наибольшее ПП в липо-дубняках и дубняках зеленчуково-снытевых — 60—65 %. В клено-липняках снытевых максимальное, оно составляет 45 %, чаще 30—35 %. В березо-черноольхово-ельнике зеленчуково-кисличном и кленово-черноольхово-сосняке кочедыжниково-зеленчуковом ПП —

---

[1] В Красной книге природы Ленинградской обл., т. 2, 2000 г. не указано данное местонахождение хохлатки средней.

30 %. В осиннике малиново-зеленчуковом покрытие достигает только 20 %. В березо-ельниках кисличных — от 5 до 10 %.

Пролесник многолетний наиболее обилен в дубо-елово-осиннике редкотравном, где его ПП достигает 65 %. В березо-ельниках кисличных пролесник занимает центральную часть контуров, реже встречаясь возле дорожно-тропиночной сети, ПП — 45—50 %. Приблизительно такое покрытие в рябинниках, где пролесник интенсивно цветет. В свидинниках ПП достигает 35 %, в дубо-клено-липняке снытевом — 30, а в березо-ельнике чернично-кисличном и елово-осино-березняке кислично-щучковом оно не превышает 25. В березо-черноольшатнике снытевом пролесник имеет 10 % ПП, начиная зацветать одновременно с появлением вегетативных побегов сныти.

Медуница неясная включена в данное исследование по причине ярковыраженного сезонного диморфизма листьев. Встречается преимущественно в липняках (липняки снытево-медуницевые, дубо-клено-липняки и дубо-липняки снытевые, клено-липняки кочедыжниковые), где наиболее рано начинает вегетацию: в последней декаде апреля уже большинство побегов зацветают. В целом ПП медуницы в данных контурах составляет около 60 %, внутри пятен доминирования — до 75 %. В черноольшатнике медуницево-кочедыжниковом участие медуницы также значительно — до 55 %. Меньшее проективное покрытие медуница имеет в березняке щучковом и березо-елово-сосняке кисличном — местами до 25 %. В свидинниках редкотравных на приручьевых склонах юго-западной экспозиции медуница также довольно рано начинает вегетацию. Свидинники и рябинники редкотравные, расположенные среди крупных массивов ельников и березо-ельников, прогреваются медленнее, и к концу апреля на их территории медуница только появляется, побеги содержат 3—4 листа. Тем не менее ПП медуницы в свидинниках достигает 10—15 %, в рябинниках ее обилие ниже — 5—10 %.

На территории **Английского парка** в апреле 2004 г. значительно выгорел травяной покров, тем не менее там были обнаружены *Anemone nemorosa*, *A. ranunculoides* и *Ficaria verna.*

Ветреница дубравная имеет высокую жизненность, цветет и дает семена в березняках вейниковых и вейниково-звездчатковых, где имеет максимальное ПП — до 55 %, а также в березо-черноольшатниках кочедыжниковых и гравилатовых, ПП — 40—45 %, между ул. Петергофской и Английским Прудом — 30—35 %, встречается даже на выгоревших участках. В березняках, березо-осинниках и дубо-березняках снытевых ПП — от 15 до 20 %. В осиннике кочедыжниковом ПП не превышает 10 %, а на лугах — не более 20 %, что, по-видимому, связано с ранним сенокошением луговых участков парка.

Ветреница лютиковая имеет высокую жизненность только в березо-черноольшатнике гравилатовом, ПП — 70 %, также встречается в березняках овсяницевых и вейниковых — 15 %.

Чистяк весенний относительно малообилен на территории Английского парка, на лугах ПП достигает 15 %, также куртинками чистяк встречается вдоль дренажных систем.

В **парке усадьбы Михайловка** обнаружены *Anemone nemorosa*, *A. ranunculoides*, *Ficaria verna* и *Gagea lutea*.

Ветреница дубравная принимает значительное участие в покрове, максимальное ПП в черноольхово-березняке звездчатково-снытевом — 55 %. В березо-черноольшатнике крапивно-снытевом с малиной ПП достигает 35 %. В березняке вейниковом и березо-клено-осиннике звездчатковом ПП — 25 %. В березо-клено-осиннике снытевом ПП ветреницы дубравной не превышает 10 %. Также единично ветреница дубравная встречается под пологом мелколиственных древесных пород на верхней террасе парка.

Ветреница лютиковая встречается только на верхней террасе парка. Наивысшее обилие ветреницы лютиковой (ПП до 40 %) в дубо-липняке снытевом с осиной в подросте. Реже ветреница лютиковая встречается в дубо-липо-кленовниках с примесью сосны: ПП — менее 25 %. Жизненность во всех фитоценозах невысокая, цветение у большинства экземпляров не происходит или сокращено во времени.

Чистяк весенний в парке усадьбы Михайловка встречается только вдоль дренажных систем, образуя интенсивно цветущие плотные куртинки.

Гусиный лук желтый встречается только в дубо-липняке снытевом на верхней террасе отдельными экземплярами и куртинками по 6—7 шт., ПП — не более 5 %.

Единственный эфемероид, обнаруженный **в парке усадьбы Ново-Знаменка, — чистяк весенний**. Он обилен в западной части парка, в липо-дубняке чистяково-снытевом ПП достигает 100 % в лиственничниках на склоне — до 20 %.

В **парке усадьбы Александрино** обнаружено 2 вида эфемероидов: ветреница дубравная и чистяк весенний.

Максимальное ПП **ветреницы дубравной** в березо-сосняке гравилатово-земляничном — 25 %. В сосно-березняках (гравилатовый, крапивно-разнотравный и звездчатковый) ПП достигает 10 %. В дубняке крапивном — 5 %. В заболоченном дубняке таволговом ветреница дубравная встречается единично, на пристволовых повышениях.

Чистяк весенний единично встречается на лугах, вдоль дренажных систем.

Оба вида эфемероидов имеют более низкую жизненность, чем в аналогичных сообществах других парков.

Обсуждение

Обилие и разнообразие изученных эфемероидов по направлению к городу убывает, что связано с увеличением рекреационной нагрузки на растительность и повышением роли рудералов в травянистом покрове парков.

Приуроченность конкретных видов на территории парков сходна с таковой в естественных местообитаниях (табл. 2), однако были выявлены некоторые отличия.

В сосняках и ельниках с примесью мелколиственных пород ветреница дубравная значительно обильнее (до 95 %) ветреницы лютиковой, встречающейся отдельными куртинками (по 10—12 экз.). Ветреница лютиковая более приурочена к широколиственным контурам и ольшатникам, реже — к березнякам. Также обнаружена зависимость от местоположения — на верхней террасе встречается чаще, а на нижней, как правило, уступает место ветренице дубравной. На лугах ветреница лютиковая в естественных условиях обычно не встречается (Флора..., 1957), но на территории парков оба вида ветрениц принимают приблизительно одинаковое участие в сложении травяного яруса, за исключением белокопытневого луга на нижней террасе парка БиНИИ, где доминирует ветреница лютиковая.

Хохлатка плотная и хохлатка средняя дают гибриды, сложно различаемые в парковых условиях. За пределами России хохлатка средняя широко распростране-

ТАБЛИЦА 2

Местообитания эфемероидов на территории Ленинградской обл. (Флора.., 1955, 1957, 1961, 1965)

Виды	Местообитание
Anemone nemorosa	Широколиственно-еловые и более или менее разреженные еловые леса, а также фрагменты широколиственных лесов, обычно на лесных опушках и полянах, а также в кустарниках; нередко в парках, большими группами или зарослями. По всей области, очень часто
Anemone ranunculoides	Фрагменты широколиственных лесов, а также смешанные, иногда более или менее разреженные еловые леса, кустарники, тенистые парки, большей частью небольшими группами. По всей области, часто
Corydalis intermedia	В лесах, среди кустарников. Северный флористический район области, нередко
Corydalis solida	Светлые лиственные леса, кустарники, поляны, парки. По всей области, часто
Ficaria verna	Сырые лиственные леса, часто по опушкам и на полянах, а также кустарники, по берегам ручьев и канав, реже сильно увлажненные, относительно богатые перегноем луга; часто в парках, небольшими или более или менее крупными группами. По всей области, часто
Gagea lutea	По лиственным и смешанным лесам и рощам, густым кустарникам, садам и паркам на перегнойной почве. Довольно часто по всей области
Galeobdolon luteum	Влажные, тенистые широколиственные и смешанные, реже еловые леса, среди кустарников и на вырубках, обычно по склонам, куртинами, иногда в значительном количестве. Южный и Центральный флористические районы области, нередко
Mercurialis perennis	В тенистых широколиственных, смешанных, реже еловых лесах, среди кустарников, чаще по склонам холмов, оврагов и речных долин, по берегам рек, на богатых, нередко известняковых, суглинистых почвах; большей частью крупными зарослями. Западная часть Центрального флористического района области, нередко
Pulmonaria obscura	Широколиственные и широколиственно-еловые, реже еловые леса, среди кустарников, часть по склонам речных долин и оврагов, на богатых перегнойных, чаще суглинистых, нередко карбонатных почвах, группами, но иногда образует почти сплошной покров. По всей области, довольно часто

на в лесной зоне Европы (Flora..., 1993). Возможно, этот вид был завезен вместе с саженцами древесных пород на начальном этапе создания парков Петергофской дороги. Оба вида встречаются на опушке липняков и единично выходят на луга.

Степень участия чистяка весеннего в формировании травяного яруса значительно зависит от увлажнения, что подтверждает его наличие в травяном покрове вдоль дренажных систем. Из лесных фитоценозов встречен только в черноольшатниках, кленовниках и липняках. Известно, что на территории Ленинградской обл. чистяк семян не образует (Флора..., 1957), тем не менее его жизненность в парковых сообществах высока, происходят обильное цветение и вегетативное размножение.

Гусиный лук желтый встречается вдоль дорожек и на лугах в непосредственной близости от широколиственных древесных пород на опушке лесных контуров. Несмотря на приуроченность в естественных условиях к лесам и зарослям кустарников (Флора..., 1955), из лесных фитоценозов встречен только в парке усадьбы Михайловка в дубо-липняках снытевых. Единично присутствует в травяном покрове лугов снытевых и снытево-разнотравных на нижней террасе парка БиНИИ.

Зеленчук желтый приурочен к широколиственным ассоциациям — липо-дубнякам, дубнякам, клено-липнякам, в ассоциациях с черной ольхой также принимает значительное участие в формировании травяного яруса, что совпадает с его естественным местообитанием (Флора..., 1965). В мелколиственных, мелколиственно-хвойных и хвойных ассоциациях ПП местами достигает 35 %, но, по-видимому, это связано с близостью широколиственных ассоциаций при характерной для парка высокой мозаичности растительного покрова.

Пролесник многолетний встречен только в парке БиНИИ и Ораниенбауме. Приурочен к черноольшатникам, широколиственно-еловым и кустарниковым ассоциациям, что соответствует его естественному местобитанию (Флора..., 1961).

Медуница неясная встречена только в парке БиНИИ. Приурочена преимущественно к липнякам, черноольшатникам и кустарниковым ассоциациям, что совпадает с ее естественным местообитанием (Флора..., 1965). В мелколиственных и мелколиственно-хвойных ассоциациях участие не превышает 25 %.

Сообщества парков Ораниенбаум и Сергиевка характеризуются наибольшим разнообразием эфемероидов, причем достаточно часто виды, в естественных условиях встречающиеся в широколиственных ассоциациях (например, *Galeobdolon luteum*), на территории данных парков обильны также и под пологом мелколиственных и хвойных пород.

По составу эфемероидов в исследуемых парках можно предположить наличие нетипичного для данного района более южного варианта растительных ассоциаций, возникшего в результате посадок широколиственных пород и внесения грунта из зоны широколиственных лесов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горышина Т. К. Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. Л., 1969. 232 с.

Красная книга природы Ленинградской области / Под ред. Г. А. Носкова. СПб., 2000. Т. 2. Растения и грибы. 671 с.

Курнаев С. Ф. Теневые широколиственные леса Русской равнины и Урала. М., 1980. 316 с.

Матвеева Е. П., Семенова-Тян-Шанская А. М. Ботанико-кормовая характеристика природных районов Ленинградской области // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1960. Вып. 12. С. 7—59.

Порфирьев В. С. О применении понятий серии и цикла при изучении хвойно-широколиственных лесов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 65. Вып. 3. С. 93—102.

Флора Ленинградской области / Отв. ред. Б. К. Шишкин. Л., 1955. Вып. I. 288 с.; 1957. Вып. II. 244 с.; 1961. Вып. III. 268 с.; 1965. Вып. IV. 268 с.

Flora Europaea, ed. 2. Cambridge. 1993. Vol. 1. XLVI + 581 p.

SUMMARY

The gardens and parks of Peterhof Road compose a unique system of artificial plant associations created by both the aboriginal and introduced vegetation. Plant associations untypical of this region, with significant participation of broad-leaved species, have been formed within three centuries.

The set of park ephemeroids was studied in following parks: Oranienbaum, Sergievka, Angliisky Park, Mikhailovka, Novo-Znamenka, Alexandrino. The preferences of certain park plant associations by ephemeroids were determined. Some species, occurring in broad-leaved forests in nature, are quite often found in park coniferous and small-leaved associations as well.

УДК 575.21 : 581.461 : 582.734.4 : 57.017.55

© В. Н. Годин

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ ЦВЕТКА *PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA* (*ROSACEAE*) В ЦЕНТРАЛЬНОМ И ЮГО-ВОСТОЧНОМ АЛТАЕ.
1. МОНОМОРФНЫЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ

V. N. GODIN. VARIABILITY OF FLORAL CHARACTERS OF *PENTAPHYLLOIDES FRUTICOSA* (*ROSACEAE*) IN THE CENTRAL AND SOUTH-EASTERN ALTAI.
1. MONOMORPHIC COENOPOPULATIONS

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (3832) 30-19-86
E-mail: godin@ngs.ru

Поступила 28.04.2004

Изучена изменчивость 18 морфологических признаков обоеполого цветка в мономорфных ценопопуляциях *Pentaphylloides fruticosa* Центрального и Юго-Восточного Алтая. Дана классификация изученных признаков на основании их относительной изменчивости и детерминированности. Показано, что мономорфные ценопопуляции этого вида, произрастающего в двух физико-географических подпровинциях и разных поясах растительности, образуют единую группу ценопопуляций. Для цветков мономорфных ценопопуляций характерно образование 5 корреляционных плеяд признаков: «чашечка», «венчик», «пыльники», «тычиночные нити» и «завязи». Показана пластичность системы корреляций в разных условиях произрастания.

Ключевые слова: *Pentaphylloides fruticosa*, изменчивость, цветок, ценопопуляция.

Становление популяционной биологии и развитие представлений о политипической концепции вида способствовало изучению структуры изменчивости вида, рассмотрению ландшафтно-географической структуры его ареала и выделению на этой основе объективно существующих совокупностей — популяций и их групп. В течение более чем полувекового развития популяционной биологии достигнуты выдающиеся успехи в изучении структуры популяций (Меттлер, Грег, 1972; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Яблоков, 1987; Кайданов, 1996; Санников, Петрова, 2003, и др.). Исследование популяционной структуры вида предполагает решение таких вопросов, как пространственно-временные границы и структурно-функциональные связи популяций друг с другом, взаимодействие популяционно-генетических и биогеоценотических процессов дифференциации популяций, пространственная структура вида (распределение популяций и их групп в пределах ареала вида) и эволюционная история популяций (Семериков, 1986). У растений чаще используют понятие ценопопуляция — совокупность особей одного вида в пределах фитоценоза (Ценопопуляции..., 1976, 1988; Harper, 1977).

В качестве объекта исследований выбран *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz — кустарник из сем. *Rosaceae*, широко распространенный в северном полушарии. А. В. Куминова (1960) относит этот вид к соэдификаторам кустарниковых луговых степей Алтая. В Горном Алтае *P. fruticosa* часто встречается в подлеске лиственничных лесов, образует заросли на границе степного и лесного поясов и поднимается в высокогорный пояс вплоть до тундровых сообществ. Тем самым этот вид демонстрирует высокий уровень экологической пластичности.

Таксономически *P. fruticosa* достаточно четко отграничен от других видов рода. Однако разнообразие эколого-климатических условий в пределах обширного ареала вида привело к высокой степени его гетерогенности, которая неоднократно приводила как к описанию внутривидовых таксонов, так и к выделению из состава

P. fruticosa новых видов. С. В. Юзепчук (1941) во «Флоре СССР» отмечал высокую изменчивость этого вида. T. Elkington (1969) на основании различий числа хромосом, полового типа цветка и некоторых морфологических признаков листа выделяет 2 подвида: *P. fruticosa* spp. *fruticosa* L. (2n = 14, только обоеполые цветки на всех растениях) и *P. fruticosa* spp. *floribunda* (Pursch) Elkington (2n = 28, мужские и женские растения). Некоторые авторы (Löve, 1954; Klackenberg, 1983) возводят эти подвиды в ранг самостоятельных видов.

Наши исследования показали, что у *P. fruticosa* на территории Горного Алтая выделяется 2 типа ценопопуляций: мономорфные и гетероморфные (Годин, 2002). Мономорфные ценопопуляции состоят из одной половой формы особей, образующих только обоеполые цветки. Гетероморфные ценопопуляции образованы тремя половыми формами — мужскими, женскими и обоеполыми. Каждая половая форма формирует только 1 тип цветка: мужской, женский или обоеполый.

С одной стороны, *P. fruticosa* не был объектом специального изучения структуры изменчивости морфологических признаков цветка. С другой стороны, разные половые формы одного вида могут быть экологически неравноценны и, по всей видимости, могут иметь свой оригинальный набор адаптаций для успешного приспособления к гетерогенным условиям среды.

Целью данной работы было изучение структуры изменчивости признаков цветка мономорфных ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa* в Центральном и Юго-Восточном Алтае.

Материал и методика

Материал собирали в 1997—2001 гг. в естественных условиях Горного Алтая. Поскольку в мономорфных ценопопуляциях все особи одного полового типа (Годин, 2002), с каждого растения собирали 5—10 цветков в средней части побегов в отдельные марлевые мешочки и фиксировали их в растворе Карнуа. Изучено около 800 обоеполых цветков в 10 мономорфных ценопопуляциях по 18 морфологическим признакам, описывающим чашечку, венчик, андроцей и гинецей. В каждой ценопопуляции исследовали 10—15 особей. Размеры частей цветков измеряли под бинокуляром МБС-1. Производили измерения следующих частей цветка: диаметр венчика (A), длина и ширина лепестка (B, C), диаметр чашечки (D), длина и ширина наружного чашелистика (E, F), длина и ширина внутреннего чашелистика (G, H), длина и ширина пыльника (J, K), длина тычиночных нитей наружного и внутреннего круга (L, M), длина стилодия (O), диаметр рыльца (P), длина и ширина завязи (Q, R). Подсчитывали число тычинок (I) и пестиков (N). В каждом цветке все морфологические признаки определяли в 5 повторных измерениях. Все данные обработаны методами математической статистики (Шмидт, 1984). Для каждого изучаемого признака определяли среднее значение (M), его ошибку (m), коэффициент вариации (CV, %). Для оценки нормальности распределений по отдельным признакам рассчитывали коэффициенты эксцесса и асимметрии.

Для изучения структуры изменчивости признаков использовали иерархический дисперсионный анализ (Рокицкий, 1964). Он наиболее полно соответствует структуре изучаемого материала, который можно представить в виде схемы: район исследования—пояс растительности—ценопопуляция—растение—цветок. На нижнем уровне оценивали изменчивость признаков в пределах цветка и растения, далее — различия между особями в ценопопуляции и ценопопуляциями, наконец, на верхних уровнях дисперсионного комплекса оценивали различия между ценопопуляциями разных поясов растительности и ценопопуляциями разных геоботанических подпровинций. Однако обычный дисперсионный анализ не учитывает наличие корреляций между признаками (Животовский, 1984). Согласно Н. С. Ростовой (2002), сначала данные обрабатывали методом главных компонент, по значениям которых и проводили дисперсионный анализ. Путем разложения значений суммы квадратов получены дисперсии, обусловленные влиянием изучаемых факторов, и вычислены доли влияния этих факторов в структуре изменчивости признаков. Долю влияния оценивали с учетом рекомендаций В. Ю. Урбаха (1963).

При проведении корреляционного анализа (Ростова, 2002) для каждой выборки между всеми признаками были вычислены парные коэффициенты корреляции и получены полные корреляционные матрицы. Для оценки среднего уровня связей использовали коэффициент детерминации (квадрат коэффициента корреляции — r^2), усредненный по всей матрице (R^2_m) или по отдельным признакам (R^2_{ch}). Определение сходства полных матриц или отдельных признаков по структуре корреляций производили с помощью метода главных компонент по z-преобразованным матрицам. Z-преобразование Р. Фишера проводили для приближения распределения коэффициентов корреляции к нормальному. Первая главная компонента интерпретируется как «фактор общности (или сходства) матриц»; вторая компонента отражает различия между матрицами по структуре связей. Структура связей представлена сечениями корреляционного цилиндра, программа построения которых была любезно предоставлена П. А. Лезиным.

На территории Центрального и Юго-Восточного Алтая описаны следующие мономорфные ценопопуляции *P. fruticosa*.

Центральный Алтай. Степной пояс: 1. Каракольская (пятилистниково-разнотравно-злаковая луговая степь, общее проективное покрытие (ОПП) травостоя — 65—75 %, проективное покрытие (ПП) *P. fruticosa* — 45 %, Онгудайский р-н, окр. с. Каракол, высота над ур. м. 600—800 м); 2. Усть-Канская (пятилистниково-разнотравно-злаковая луговая степь, ОПП — 100 %, ПП *P. fruticosa* — 30 %, Усть-Коксинский р-н, окр. с. Усть-Кан, высота над ур. м. 1000 м); 3. Теньгинская (пятилистниково-мелкодерновинно-злаковая степь, ОПП — 60—80 %, ПП *P. fruticosa* — 25—30 %, Онгудайский р-н, окр. с. Теньга, высота над ур. м. 800 м).

Лесной пояс: 4. Урсульская (пятилистниково-разнотравно-щучковый низинный луг, ОПП — 80 %, *P. fruticosa* — 30 %, Онгудайский р-н, окр. с. Ело, высота над ур. м. 1000 м); 5. Юстикская (парковый закустаренный лиственничный лес с разнотравно-злаковым травостоем, ОПП — 80 %, ПП *P. fruticosa* — 65—70 %, Усть-Коксинский р-н, окр. с. Юстик, высота над ур. м. 1200—1300 м); 6. Шашикманская (долинный елово-березовый закустаренный лес с разнотравно-злаковым травостоем, ОПП — 100 %, ПП *P. fruticosa* — 15 %, Онгудайский р-н, окр. с. Шашикман, высота над ур. м. 800 м); 7. Тюнгурская (заросли *Pentaphylloides fruticosa* по каменистому берегу р. Катунь, ОПП — 20 %, ПП *P. fruticosa* — 30—35 %, Усть-Коксинский р-н, окр. с. Тюнгур, высота над ур. м. 600—800 м).

Юго-Восточный Алтай. Лесной пояс: 8. Курайская-1 (лесной суходольный пятилистниково-злаково-разнотравный луг, ОПП — 70 %, ПП *P. fruticosa* — 30 %. Кош-Агачский р-н, окр. с. Курай, высота над ур. м. 1700—1800 м); 9. Курайская-2 (низинный разнотравно-злаковый закустаренный луг, ОПП — 70 %, ПП *P. fruticosa* — 10 %, там же, высота над ур. м. 2100 м).

Высокогорный пояс: 10. Курайская-3 (субальпийский пятилистниково-разнотравный луг, ОПП — 100 %, ПП *P. fruticosa* — 15 %, там же, высота над ур. м. 2200 м).

Рассматриваемая территория относится к двум геоботаническим подпровинциям: Центральный Алтай и Юго-Восточный Алтай (Куминова, 1960). Своеобразные условия Юго-Восточного Алтая определяются холодным субаридным климатом: резкая континентальность климата с коротким вегетационным периодом, резкие суточные колебания климатических параметров, высокая инсоляция и низкая влажность. Центральный Алтай характеризуется семиаридным климатом, а Катунский и Усть-Коксинские хребты — гумидным климатом (Куминова, 1960).

Результаты и обсуждение

Нами были получены средние значения и коэффициенты вариации изученных признаков цветка в мономорфных ценопопуляциях (табл. 1). Внутрипопуляционная изменчивость признаков цветка имеет разный уровень. 15 из 18 изученных признаков относятся к стабильным ($CV < 20$ %). Лабильными признаками оказались только размеры наружных чашелистиков и число пестиков в цветке, внутрипопуляционная изменчивость которых варьировала от 14 до 45 %. Величина наружных чашелистиков сильно варьирует на внутри- и межпопуляционном уровне (табл. 1). Чашелистики наружного круга наиболее близки по строению и степени изменчивости к листьям верховой формации, расположенным на цветоножке (Годин, 2004). Сильное варьирование числа пестиков связано с особенностями строения цветков *P. fruticosa*, у которого, как и у большинства представителей сем. *Rosaceae*, закладывается неопределенное число зачатков гинецея. Таким образом, внутрипопуляционная изменчивость показывает признакоспецифичность изучаемых параметров цветка.

При анализе вариационных рядов морфометрических признаков обнаружено, что из 18 признаков 10 имеют отклонения от нормального распределения. Однако распределение значений всех этих признаков в отдельно взятых выборках хорошо нормализуется удалением вариантов, выходящих за пределы $M \pm 3^* \sigma$. Таким образом, для дальнейшего одномерного и многомерного анализа были использованы все признаки, но без крайних значений.

Несмотря на разные пункты сбора и существенные различия в условиях произрастания, средние значения изученных признаков для разных ценопопуляций почти одинаковы. Обращает на себя внимание близость средних значений большинства признаков цветка растений из разных подпровинций Горного Алтая. Например, практически совпадают средние размеры венчика и органов женской генеративной сферы в Тюнгурской ценопопуляции, представляющей собой заросли *P. fruticosa* по каменистому берегу в Центральном Алтае, и Курайской-1 ценопопуляции, описанной на лесном суходольном лугу Юго-Восточного Алтая. Напротив, близкие по эколого-фитоценотическим условиям ценопопуляции могут иметь довольно различающиеся средние значения признаков, например, в Каракольской и Усть-Канской ценопопуляциях с настоящих луговых степей средняя длина пыльника составляет 1.24 и 1.49 мм ($P < 0.01$) соответственно. Следует отметить, что ни один из 18 рассмотренных признаков не дает надежного разделения ценопопуляций друг от друга.

Анализ относительной изменчивости и детерминированности признаков у растений позволил разделить их на 4 группы (эколого-биологические, биологические, таксономические и экологические индикаторы), различающиеся по роли экзо- и эндогенных факторов в их варьировании (Ростова, 2002). У *P. fruticosa* биологическими индикаторами с относительно низким размахом варьирования и

ТАБЛИЦА 1

Морфометрические показатели цветков мономорфных ценопопуляций (ЦП) *Pentaphylloides fruticosa*

Признак	ЦП Центрального Алтая (номера)							ЦП Юго-Восточного Алтая (номера)		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
A	$\frac{20.8 \pm 0.24}{9.4}$	$\frac{21.3 \pm 0.21}{8.6}$	$\frac{21.9 \pm 0.32}{13.0}$	$\frac{19.9 \pm 0.16}{7.0}$	$\frac{23.1 \pm 0.19}{7.5}$	$\frac{20.6 \pm 0.15}{12.4}$	$\frac{19.5 \pm 0.23}{10.4}$	$\frac{19.1 \pm 0.30}{6.6}$	$\frac{21.6 \pm 0.33}{10.6}$	$\frac{25.1 \pm 0.30}{12.3}$
B	$\frac{8.9 \pm 0.14}{12.0}$	$\frac{9.0 \pm 0.12}{11.9}$	$\frac{9.4 \pm 0.17}{16.1}$	$\frac{8.2 \pm 0.10}{10.4}$	$\frac{9.9 \pm 0.12}{10.4}$	$\frac{8.9 \pm 0.10}{15.8}$	$\frac{8.0 \pm 0.11}{12.7}$	$\frac{7.9 \pm 0.17}{9.7}$	$\frac{9.2 \pm 0.17}{13.2}$	$\frac{11.1 \pm 0.16}{16.1}$
C	$\frac{9.1 \pm 0.14}{12.5}$	$\frac{8.2 \pm 0.13}{13.6}$	$\frac{8.8 \pm 0.18}{17.7}$	$\frac{7.5 \pm 0.11}{11.9}$	$\frac{9.4 \pm 0.11}{10.3}$	$\frac{9.4 \pm 0.12}{15.2}$	$\frac{7.7 \pm 0.14}{15.7}$	$\frac{7.8 \pm 0.16}{10.9}$	$\frac{9.0 \pm 0.16}{11.7}$	$\frac{10.4 \pm 0.14}{15.4}$
D	$\frac{15.1 \pm 0.24}{13.0}$	$\frac{15.3 \pm 0.21}{12.1}$	$\frac{14.4 \pm 0.19}{11.7}$	$\frac{15.7 \pm 0.19}{8.1}$	$\frac{18.1 \pm 0.19}{9.6}$	$\frac{15.4 \pm 0.18}{17.2}$	$\frac{16.0 \pm 0.27}{15.2}$	$\frac{14.8 \pm 0.30}{10.5}$	$\frac{17.0 \pm 0.28}{11.6}$	$\frac{17.8 \pm 0.23}{14.8}$
E	$\frac{5.1 \pm 0.16}{24.8}$	$\frac{4.7 \pm 0.12}{22.5}$	$\frac{4.1 \pm 0.08}{17.2}$	$\frac{5.2 \pm 0.08}{14.2}$	$\frac{7.4 \pm 0.13}{15.7}$	$\frac{5.2 \pm 0.11}{28.1}$	$\frac{5.1 \pm 0.14}{24.8}$	$\frac{4.7 \pm 0.16}{18.8}$	$\frac{5.7 \pm 0.15}{19.7}$	$\frac{6.1 \pm 0.14}{23.0}$
F	$\frac{1.7 \pm 0.05}{24.3}$	$\frac{1.3 \pm 0.04}{24.2}$	$\frac{1.2 \pm 0.03}{26.8}$	$\frac{1.3 \pm 0.03}{22.1}$	$\frac{2.3 \pm 0.05}{16.6}$	$\frac{1.4 \pm 0.04}{45.4}$	$\frac{1.4 \pm 0.04}{27.8}$	$\frac{1.4 \pm 0.08}{23.6}$	$\frac{3.4 \pm 0.04}{26.2}$	$\frac{2.3 \pm 0.07}{36.8}$
G	$\frac{5.6 \pm 0.08}{10.5}$	$\frac{5.5 \pm 0.07}{11.7}$	$\frac{5.2 \pm 0.08}{13.2}$	$\frac{5.7 \pm 0.06}{9.4}$	$\frac{5.5 \pm 0.06}{10.2}$	$\frac{5.6 \pm 0.06}{15.9}$	$\frac{5.8 \pm 0.08}{12.8}$	$\frac{5.3 \pm 0.10}{8.5}$	$\frac{5.9 \pm 0.09}{13.0}$	$\frac{6.3 \pm 0.09}{14.0}$
H	$\frac{3.4 \pm 0.05}{11.5}$	$\frac{3.6 \pm 0.04}{8.9}$	$\frac{3.4 \pm 0.05}{12.7}$	$\frac{3.4 \pm 0.04}{9.5}$	$\frac{3.8 \pm 0.03}{7.8}$	$\frac{3.4 \pm 0.04}{10.2}$	$\frac{3.6 \pm 0.06}{14.4}$	$\frac{3.7 \pm 0.05}{9.7}$	$\frac{2.6 \pm 0.04}{13.7}$	$\frac{4.4 \pm 0.07}{14.1}$
I	$\frac{25.4 \pm 0.37}{5.2}$	$\frac{26.6 \pm 0.58}{8.7}$	$\frac{25.3 \pm 0.30}{4.8}$	$\frac{25.8 \pm 0.36}{5.5}$	$\frac{25.5 \pm 0.41}{6.5}$	$\frac{26.6 \pm 0.58}{5.2}$	$\frac{25.6 \pm 0.41}{6.5}$	$\frac{24.5 \pm 0.34}{8.7}$	$\frac{25.6 \pm 0.41}{4.9}$	$\frac{24.7 \pm 0.30}{6.5}$
J	$\frac{1.24 \pm 0.02}{10.9}$	$\frac{1.49 \pm 0.03}{18.0}$	$\frac{1.37 \pm 0.02}{11.9}$	$\frac{1.40 \pm 0.02}{9.3}$	$\frac{1.44 \pm 0.01}{8.8}$	$\frac{1.32 \pm 0.01}{11.0}$	$\frac{1.50 \pm 0.02}{14.0}$	$\frac{1.36 \pm 0.02}{7.0}$	$\frac{1.46 \pm 0.03}{14.5}$	$\frac{1.35 \pm 0.02}{16.3}$
K	$\frac{1.04 \pm 0.01}{8.6}$	$\frac{1.15 \pm 0.02}{12.3}$	$\frac{1.03 \pm 0.01}{8.7}$	$\frac{1.06 \pm 0.01}{7.5}$	$\frac{1.09 \pm 0.01}{7.7}$	$\frac{0.96 \pm 0.01}{15.7}$	$\frac{1.16 \pm 0.02}{16.4}$	$\frac{1.05 \pm 0.02}{10.1}$	$\frac{1.15 \pm 0.02}{14.4}$	$\frac{1.07 \pm 0.02}{16.7}$

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Признак	ЦП Центрального Алтая (номера)							ЦП Юго-Восточного Алтая (номера)		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
L	$\frac{3.31 \pm 0.03}{8.5}$	$\frac{3.56 \pm 0.05}{11.2}$	$\frac{3.45 \pm 0.03}{7.3}$	$\frac{3.52 \pm 0.03}{7.8}$	$\frac{3.30 \pm 0.03}{7.9}$	$\frac{3.31 \pm 0.02}{9.6}$	$\frac{3.25 \pm 0.04}{9.8}$	$\frac{3.34 \pm 0.04}{6.3}$	$\frac{3.41 \pm 0.04}{8.0}$	$\frac{3.47 \pm 0.03}{10.0}$
M	$\frac{2.42 \pm 0.03}{8.9}$	$\frac{2.52 \pm 0.04}{14.7}$	$\frac{2.56 \pm 0.03}{11.2}$	$\frac{2.63 \pm 0.03}{9.8}$	$\frac{2.30 \pm 0.03}{10.3}$	$\frac{2.45 \pm 0.03}{8.6}$	$\frac{2.45 \pm 0.03}{11.5}$	$\frac{2.36 \pm 0.02}{10.3}$	$\frac{2.55 \pm 0.04}{13.0}$	$\frac{2.53 \pm 0.04}{12.6}$
N	$\frac{38.0 \pm 1.7}{16.9}$	$\frac{53.8 \pm 2.8}{20.9}$	$\frac{34.8 \pm 1.3}{15.4}$	$\frac{48.1 \pm 3.5}{27.4}$	$\frac{55.8 \pm 2.8}{20.6}$	$\frac{49.3 \pm 2.4}{35.9}$	$\frac{52.9 \pm 4.4}{33.4}$	$\frac{52.8 \pm 5.2}{19.3}$	$\frac{54.8 \pm 4.4}{25.4}$	$\frac{59.8 \pm 3.8}{31.9}$
O	$\frac{1.34 \pm 0.03}{15.6}$	$\frac{1.33 \pm 0.01}{9.3}$	$\frac{1.33 \pm 0.01}{9.5}$	$\frac{1.24 \pm 0.01}{9.6}$	$\frac{1.27 \pm 0.01}{4.3}$	$\frac{1.28 \pm 0.01}{10.3}$	$\frac{1.23 \pm 0.01}{8.1}$	$\frac{1.38 \pm 0.02}{7.3}$	$\frac{1.47 \pm 0.02}{6.0}$	$\frac{1.68 \pm 0.01}{12.3}$
P	$\frac{0.20 \pm 0.004}{17.0}$	$\frac{0.22 \pm 0.003}{10.1}$	$\frac{0.22 \pm 0.003}{11.4}$	$\frac{0.20 \pm 0.003}{11.7}$	$\frac{0.22 \pm 0.003}{10.7}$	$\frac{0.21 \pm 0.003}{14.1}$	$\frac{0.24 \pm 0.003}{9.3}$	$\frac{0.25 \pm 0.004}{9.4}$	$\frac{0.27 \pm 0.01}{12.4}$	$\frac{0.30 \pm 0.004}{16.3}$
Q	$\frac{0.50 \pm 0.01}{11.5}$	$\frac{0.60 \pm 0.007}{10.3}$	$\frac{0.60 \pm 0.007}{9.8}$	$\frac{0.54 \pm 0.01}{14.2}$	$\frac{0.59 \pm 0.005}{7.0}$	$\frac{0.55 \pm 0.005}{8.8}$	$\frac{0.40 \pm 0.01}{10.6}$	$\frac{0.58 \pm 0.006}{7.5}$	$\frac{0.62 \pm 0.01}{8.9}$	$\frac{0.65 \pm 0.006}{8.6}$
R	$\frac{0.33 \pm 0.003}{7.8}$	$\frac{0.41 \pm 0.005}{10.0}$	$\frac{0.40 \pm 0.004}{8.2}$	$\frac{0.36 \pm 0.01}{14.1}$	$\frac{0.40 \pm 0.004}{8.5}$	$\frac{0.37 \pm 0.004}{7.2}$	$\frac{0.24 \pm 0.002}{14.2}$	$\frac{0.38 \pm 0.003}{10.1}$	$\frac{0.40 \pm 0.01}{11.0}$	$\frac{0.40 \pm 0.005}{12.4}$
R^2_m	0.239	0.248	0.204	0.133	0.173	0.165	0.359	0.244	0.263	0.185
CV	12.7	13.3	12.6	11.6	10.0	10.8	14.9	15.9	16.1	13.2

Примечание. Расшифровку номеров популяций (1—10) и признаков цветка (A—R) см. «Материал и методика», в числителе — M ± m, в знаменателе — CV, %.

сильными связями с другими показателями являются диаметр чашечки и венчика (рис. 1). Они представляют собой индикаторы изменчивости цветка: различия в условиях местообитаний сказываются в первую очередь именно на этих признаках. Число тычинок относится к таксономическим индикаторам, для которых характерно незначительное варьирование и низкий уровень связей с другими признаками. Этот признак — самый автономный, что связано с более ранним завершением его формирования в онтогенезе цветка. Следует обратить внимание на четкое разделение признаков вегетативной части цветка (чашечка и венчик) и его генеративных органов (андроцей и гинецей) по степени их детерминированности (рис. 1). Для признаков околоцветника характерны более высокие значения коэффициента детерминации (R^2_{ch} = 0.24—0.33), чем для признаков генеративной сферы (R^2_{ch} = 0.08—0.21). Среди признаков околоцветника выделяются по особенностям изменчивости признаки наружного круга чашечки, особенно ширина наружного чашелистика. Из признаков генеративной сферы по вариабельности сильно выделяется число пестиков, что связано, по всей видимости, с закладкой неопределенного числа зачатков гинецея в цветках *P. fruticosa*. Интересно отметить большую детерминацию длины органа по сравнению с его шириной, что характерно как для чашелистиков и лепестков, так и для пыльников и завязей. Ростова (2002) показала, что у изученных цветковых растений изменчивость и корреляции ширины органов и их частей в большей степени зависят от изменений условий среды, чем аналогичные параметры длины органа и его частей. Таким образом, части обоеполого цветка *P. fruticosa* достаточно четко разделяются на группы, характеризующиеся одинаковой степенью вариабельности и детерминированности их признаков.

Для комплексного анализа изменчивости признаков цветка были использованы метод главных компонент и иерархический дисперсионный анализ.

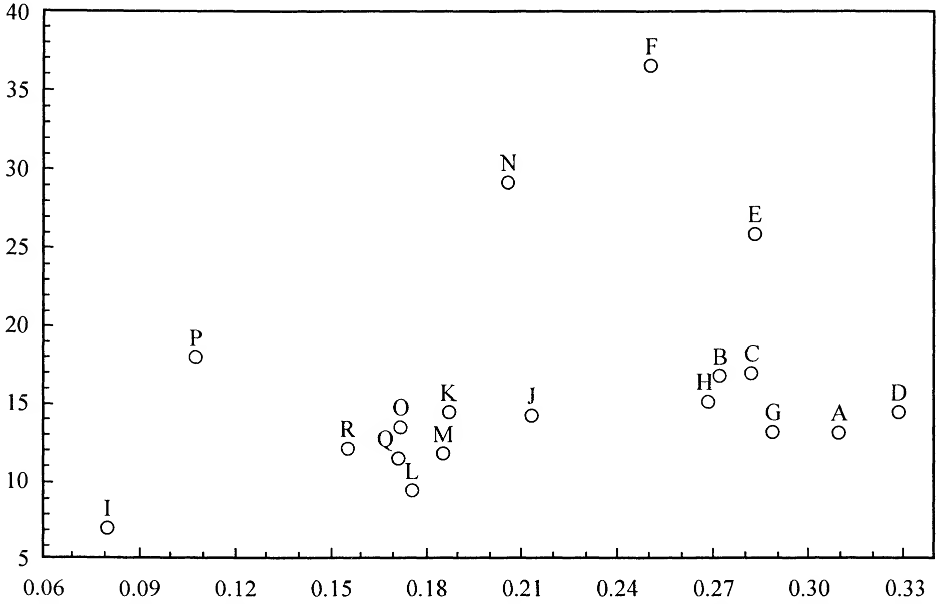

Рис. 1. Относительная изменчивость признаков и ее согласованность у цветков мономорфных ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa*.

По оси абсцисс — средний коэффициент детерминации; по оси ординат — средний коэффициент вариации. Обозначения признаков — см. «Материал и методика».

ТАБЛИЦА 2

Результаты анализа главных компонент признаков цветка мономорфных ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa*

Признаки	ГК(1)	ГК(2)	ГК(3)
Диаметр венчика	0.838	0.223	0.351
Длина лепестка	0.786	0.268	0.402
Ширина лепестка	0.759	0.356	0.244
Диаметр чашечки	0.874	−0.040	−0.346
Длина наружного чашелистика	0.729	0.063	−0.473
Ширина наружного чашелистика	0.765	0.345	−0.309
Длина внутреннего чашелистика	0.814	−0.069	−0.150
Ширина внутреннего чашелистика	0.843	0.153	−0.054
Число тычинок	−0.051	−0.285	0.221
Длина пыльника	0.457	−0.792	−0.150
Ширина пыльника	0.469	−0.702	−0.250
Длина тычиночной нити наружного круга	0.447	−0.479	0.500
Длина тычиночной нити внутреннего круга	0.432	−0.526	0.385
Число пестиков	0.589	−0.063	−0.398
Длина стилодия	0.641	0.372	0.268
Диаметр рыльца	0.601	0.285	−0.039
Длина завязи	0.644	−0.169	0.170
Ширина завязи	0.483	−0.331	0.080
Собственное значение	7.736	2.469	1.607
Доля объясняемой дисперсии, %	43.0	13.7	8.9

Примечание. $ГК_1$, $ГК_2$, $ГК_3$ — главные компоненты.

Для полного массива всех данных был проведен анализ главных компонент, значения которых в дальнейшем использовали для иерархического дисперсионного анализа. Интерпретируемые результаты получаются при анализе первых трех главных компонент (ГК), суммарно объясняющих 65.6 % общей дисперсии. Максимальные нагрузки на 1-ю главную компоненту имеют признаки, характеризующие общие размеры цветка: венчик, чашечка и органы женской генеративной сферы (табл. 2). Это фактор общих размеров цветка. Со 2-й главной компонентой тесно коррелируют размеры пыльников и длина тычиночных нитей наружного и внутренних кругов. 2-й фактор можно проинтерпретировать как фактор размеров андроцея. С 3-й главной компонентой связаны диаметр венчика и чашечки, длина лепестков, наружного чашелистика и тычиночных нитей, а также число пестиков. Это фактор соотношения между линейными размерами частей цветка и числом пестиков.

С помощью иерархического дисперсионного анализа (район исследования, пояса растительности, разные ценопопуляции, особи одной ценопопуляции и цветки одного растения) была изучена структура изменчивости изучаемых признаков с учетом их скоррелированности и дана оценка доли влияния этих факторов (табл. 3).

Дисперсионный анализ показал, что различия по всем трем комплексам признаков (3 главные компоненты) статистически не достоверны между группами ценопопуляций Центрального и Юго-Восточного Алтая, между ценопопуляциями в пределах разных поясов растительности, а также между ценопопуляциями (табл. 3). Недостоверность различий между ценопопуляциями геоботанических подпровинций и разными ценопопуляциями свидетельствует об отсутствии географической изменчивости признаков цветка мономорфных ценопопуляций *P. fruticosa*.

ТАБЛИЦА 3

Результаты иерархического дисперсионного анализа признаков цветка мономорфных ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa*

Источники варьирования	Сумма квадратов (SS)	Степени свободы (df)	Средний квадрат (MS)	Значение критерия F	P	Доля влияния
ГК$_1$						
Различия между районами	94.078	1	94.08	2.944	0.221	13.4
Различия между поясами	66.933	2	33.47	2.919	0.148	9.5
Межпопуляционные отличия	67.885	6	11.31	1.422	0.240	9.7
Внутрипопуляционная гетерогенность	208.373	29	7.19	19.053	0.0000	29.7
Изменчивость цветков в пределах кроны	241.730	641	0.377			34.4
ГК$_2$						
Различия между районами	47.287	1	47.29	1.693	0.312	6.8
Различия между поясами	57.306	2	28.65	1.708	0.276	8.3
Межпопуляционные отличия	99.532	6	16.59	1.405	0.246	14.4
Внутрипопуляционная гетерогенность	308.323	29	10.63	40.918	0.0000	44.5
Изменчивость цветков в пределах кроны	166.552	641	0.26			24.1
ГК$_3$						
Различия между районами	9.618	1	9.62	0.191	0.703	1.4
Различия между поясами	106.286	2	53.14	3.362	0.116	15.0
Межпопуляционные отличия	90.299	6	15.05	2.071	0.088	12.7
Внутрипопуляционная гетерогенность	190.642	29	6.57	14.934	0.0000	26.9
Изменчивость цветков в пределах кроны	282.156	641	0.44			39.8

Примечание. Обозначения те же, что и в табл. 2.

Основной вклад в общую изменчивость признаков цветка вносят высокодостоверные ($p < 0.001$) различия между особями в пределах ценопопуляции (внутрипопуляционная изменчивость) и между цветками одного растения (эндогенная изменчивость), которые суммарно составляют от 64.1 до 68.6 % общей вариабельности. Разнообразие значений признаков на одном кусте вполне понятно и обусловлено несколькими причинами: пластичностью процессов онтогенеза; влиянием на морфогенез флуктуаций светового, температурного и водного режимов внутри кроны куста; различным возрастом ветвей и взаимодействием всех перечисленных причин. Важно отметить, что эндогенная изменчивость признаков в кроне является негенетической и ее можно рассматривать как паратипическую (средовую в узком смысле слова) изменчивость (Мамаев, 1973). Между- и внутрипопуляционная изменчивость имеет как генотипическую, так и паратипическую основу. Применение иерархического дисперсионного анализа позволяет учесть паратипическую изменчивость и вычесть ее из общей изменчивости. При таком подходе «остаточные» различия между особями в ценопопуляции и между разными ценопопуляциями представляют собой косвенные оценки генотипической изменчивости. Доля влияния межпопуляционных различий не достоверна даже у ценопопуляций, разделенных сотнями километров, но лишенных заметных изоляционных барьеров. Очевидно, на территории Горного Алтая естественный отбор благоприятствует существованию относительно небольшого числа генотипов, способных выжить в различных условиях. Именно вследствие высокой внутрипопуляционной изменчивости признаков *P. fruticosa* способен адаптироваться к гетерогенным условиям и занимать большое число биотопов. Таким образом, сопоставление структуры изменчивости признаков цветка мономорфных ценопопуляций *P. fruticosa* с биогеоценотической структурой Центрального и Юго-Восточного Алтая показывает отсутствие направленной дифференциации ценопопуляций по эколого-географическим и фитоценотическим факторам (разные геоботанические подпровинции и пояса растительности).

Корреляционная структура признаков позволяет зачастую значительно точнее, чем анализ отдельных признаков, показать как адаптации организма к разным условиям существования, так и закономерности его онтогенеза.

Для обоеполых цветков мономорфных ценопопуляций *P. fruticosa* характерно наличие обычно 5 корреляционных плеяд признаков: «чашечка», «венчик», «пыльники», «тычиночные нити» и «завязи» (рис. 2). Коррелятивные связи между признаками корреляционных плеяд, по всей видимости, можно проинтерпретировать как морфогенетические корреляции (по классификации И. И. Шмальгаузена, 1969). Образование всех выделенных плеяд признаков связано с аллометрическим ростом соответствующих частей цветка относительно друг друга: лепестков венчика, чашелистиков в составе чашечки, пыльников, тычиночных нитей и завязей. Причина отсутствия тесных межплеядных связей между признаками цветка *P. fruticosa* — разное время остановки роста одних частей, в то время как другие продолжают расти.

Степень сходства структуры корреляций по полным матрицам всех 10 ценопопуляций низкая ($FD_1 = 52$ %). По всей видимости, последнее связано с комплексными преобразованиями системы взаимосвязей при воздействии условий произрастания. Ординация матриц методом главных компонент (рис. 3) демонстрирует, что сильнее всего от остальных отличается структура связей в Урсульской ценопопуляции (4), где наблюдаются самые слабые корреляции между исследованными признаками ($R^2_m = 0.133$) (табл. 1). По всей видимости, это связано с тем, что

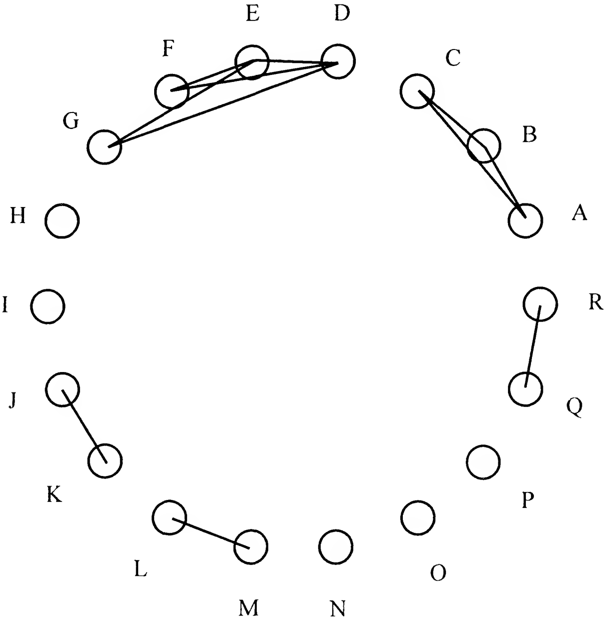

Рис. 2. Корреляционные плеяды признаков обоеполых цветков мономорфных ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa*.

Уровень связей r > 0.6. Обозначения те же, что и на рис. 1.

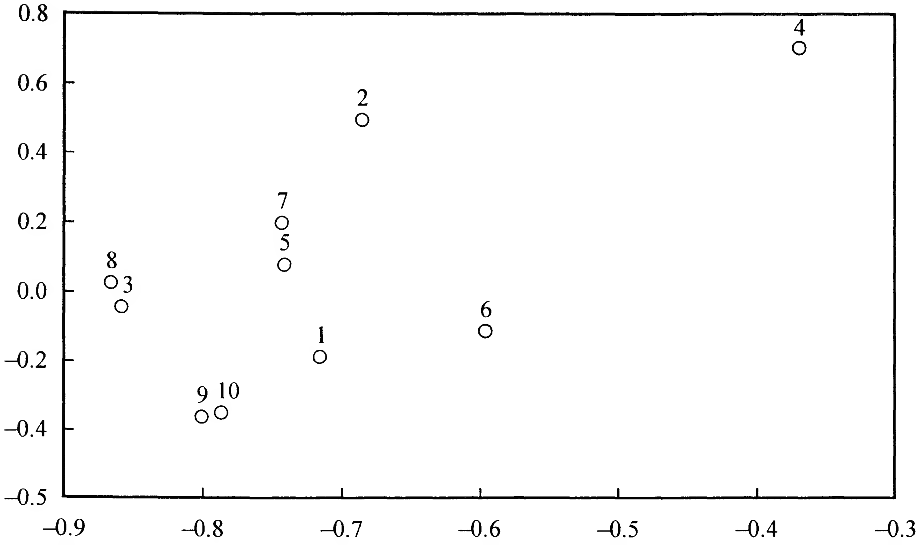

Рис. 3. Сравнение корреляционных матриц признаков цветка *Pentaphylloides fruticosa* растений мономорфных ценопопуляций.

По оси абсцисс — фактор 1, по оси ординат — фактор 2. Расшифровку номеров ценопопуляций — см. «Материал и методика».

прирусловые закустаренные луга низкогорий Алтая — наиболее оптимальные условия для произрастания *P. fruticosa*. Как показала Ростова (2002), у разных видов растений и животных в более благоприятных условиях снижаются изменчивость и сила связей признаков. Максимальная средняя детерминированность признаков у цветка *P. fruticosa* наблюдается в Курайской-2 и Тюнгурской ценопопуляциях (R^2_m = 0.263—0.359), где условия для роста были наиболее жесткие. Дискомфортность условий в этих ценопопуляциях объясняется разными причинами. В Курайской-2 ценопопуляции отмечена самая высокая затененность растений из-за произрастания в глубоком и узком ущелье. Отрицательное воздействие на растения Тюнгурской ценопопуляции оказывают сезонные изменения уровня воды в р. Катунь и связанные с этим подвижность субстрата и несформированность почвенного покрова. Интересно отметить, что у большинства ценопопуляций степного и высокогорного поясов наблюдаются большая изменчивость и детерминация признаков цветка (CV = 12.6—13.3; R^2_m = 0.204—0.239), чем в ценопопуляциях лесного пояса (CV = 10.0—11.6; R^2_m = 0.133—0.173). По всей видимости, такая специфика коэффициентов вариации и детерминации связана со степенью освещенности растений в ценопопуляции. Согласно литературным данным (Куминова, 1960), *P. fruticosa* предпочитает небольшое затенение (парковые лиственничные леса) открытым участкам (степи и субальпийские луга). В результате в более благоприятных условиях для роста и развития наблюдается меньшая степень вариабельности и детерминации признаков. Таким образом, анализ полных корреляционных матриц морфологических признаков обоеполых цветков мономорфных ценопопуляций *P. fruticosa* из разных эколого-фитоценотических условий показывает преобразования системы взаимосвязей под воздействием внешних факторов.

Выводы

1. По внутрипопуляционной изменчивости большинство признаков обоеполых цветков мономорфных ценопопуляций *P. fruticosa* относятся к стабильным (CV < < 20 %) за исключением размеров чашелистика наружного круга и числа пестиков.

2. Среди изученных признаков цветка *P. fruticosa* по общей и согласованной изменчивости выделяются 2 группы: биологические (диаметр венчика и чашечки) и таксономические (число тычинок) индикаторы.

3. Различия условий геоботанических подпровинций Центрального и Юго-Восточного Алтая и разных поясов растительности не оказывают заметного влияния на значения морфологических признаков цветка мономорфных ценопопуляций. *P. fruticosa* в Центральном и Юго-Восточном Алтае образует единую группу мономорфных ценопопуляций.

4. Основной вклад в общую изменчивость признаков цветка вносят различия между особями в пределах ценопопуляции (26.9—44.5 %) и изменчивость признаков цветка в пределах особи (24.1—39.8 %).

5. Для цветков мономорфных ценопопуляций *P. fruticosa* характерно образование 5 корреляционных плеяд, что связано с особенностями морфогенеза этого типа цветка. Мономорфные ценопопуляции существенно отличаются друг от друга по корреляционной структуре, что связано с пластичностью системы взаимосвязей в разных условиях произрастания.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность доктору биологических наук Н. С. Ростовой за помощь в статистической обработке материала, просмотр рукописи и критические замечания на всех этапах работы.

Работа выполнена при финансовой поддержке ФЦНТП подпрограммы «Биологическое разнообразие», ФЦП «Интеграция» (1997—2000 гг.), 6-го конкурса-экспертизы 1999 г. проектов молодых ученых РАН и Лаврентьевского конкурса 2003 г. СО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Годин В. Н. Половая структура ценопопуляций *Pentaphylloides fruticosa* (*Rosaceae*) в естественных условиях Горного Алтая // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 9. С. 92—99.

Годин В. Н. Морфология цветков *Pentaphylloides fruticosa* (*Rosaceae*) в связи с половой дифференциацией // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 3. С. 123—130.

Животовский Л. А. Интеграция полигенных систем в популяциях. М., 1984. 182 с.

Кайданов Л. З. Генетика популяций. М., 1996. 320 с.

Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.

Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae* на Урале). М., 1973. 283 с.

Меттлер Л., Грег Г. Генетика популяций и эволюция. М., 1972. 323 с.

Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. Минск, 1964. 327 с.

Ростова Н. С. Корреляции: структура и изменчивость. СПб., 2002. 308 с.

Санников С. Н., Петрова И. В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург, 2003. 248 с.

Семериков Л. Ф. Популяционная структура древесных растений (на примере видов дуба европейской части СССР и Кавказа). М., 1986. 139 с.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М., 1973. 278 с.

Урбах В. Ю. Математическая статистика для биологов и медиков. М., 1963. 323 с.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. 216 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1988. 184 с.
Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л., 1969. 464 с.
Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.
Юзепчук С. В. Rosoideae // Флора СССР. М.; Л., 1941. Т. 10. 676 с.
Яблоков А. В. Популяционная биология. М., 1987. 303 с.
Elkington T. T. Cytotaxonomic variation in *Potentilla fruticosa* L. // New Phytologist. 1969. Vol. 68. N 2. P. 151—160.
Klackenberg J. The holarctic complex *Potentilla fruticosa* (*Rosaceae*) // Nord. J. Bot. 1983. Vol. 3. N 2. P. 181—191.
Harper J. L. Population biology of plants. London; New York, 1977. 892 p.
Löve A. Cytotaxonomical remarks on some american species of circumpolar taxa // Svensk Bot. Tidskr. 1954. Bd 48. N 2. S. 211—232.

SUMMARY

The variability structure of 18 morphological floral characters of *Pentaphylloides fruticosa* in the Central and South-Eastern Altai has been studied. The studied characters are classified into groups on the basis of their relative variability and determinancy. The monomorphic coenopopulations of *P. fruticosa* occurring in two physical-geographical subprovinces and different vegetation belts are shown to form a unified group of coenopopulations. Flowers in the monomorphic coenopopulations are characterized by formation of five correlation pleiads of characters: «calyx», «corolla», «anthers», «stamen filaments» and «ovules». A pliability of the correlation system under different environmental conditions has been shown.

УДК 576.316.7 : 582.893 (571.6) Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 4

© **М. А. Плиско**

СТРОЕНИЕ ПЛОДА И СЕМЕНИ У *LEVENHOOKIA STIPITATA* И ВИДОВ РОДА *STYLIDIUM* (*STYLIDIACEAE*)

M. A. PLISKO. FRUIT AND SEED STRUCTURE OF *LEVENHOOKIA STIPITATA* AND *STYLIDIUM SPECIES* (*STYLIDIACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 05.04.2004
Окончательный вариант получен 26.05.2004

Приведены результаты анатомо-морфологического исследования плодов и семян 6 видов из 2 родов сем. *Stylidiaceae*. Семенная кожура — тонкая, 2-слойная (экзо-эндотестальная), различается строением экзостесты. Выявлено видовое разнообразие строения семян и семенной кожуры у рода *Stylidium*. Обнаружено сходство в строении семенной кожуры у *Levenhookia stipitata* и *Stylidium scandens*.
Ключевые слова: плод, семя, экзотеста, эндотеста, флобафены, эндосперм, зародыш, *Levenhookia*, *Stylidium*, *Stylidiaceae*.

Сем. *Stylidiaceae* распространено главным образом во внетропических районах Австралии, а также в Тасмании, Южной, особенно Юго-Восточной, Азии и самой южной части Южной Америки: представлено 5 родами и 170 видами (Takhtajan, 1997). Морфолого-анатомические исследования строения завязи и плода у представителей родов *Levenhookia* и *Stylidium* (Mildbraed, 1908; Rosén, 1935; Subramanyam, 1951a, b; Slooten van, 1954) показали следующее. Плоды, определяемые как многосемянные 2-створчатые септицидные коробочки, формируются из 2-плодолистикового гинецея, редко (*Stylidium adnatum*) гинецей псевдомономерный, вследствие редукции одного из плодолистиков. Завязь нижняя, в результате недоразвития и последующего исчезновения перегородки, неполностью 2-гнездная (в нижней части 2-гнездная, а в верхней — 1-гнездная) или полностью 1-гнездная. Плацентация в 1-гнездной и верхушке 2-гнездной завязи — свободно центральная, а в основании последней — осевая. На плаценте развиваются многочисленные семязачатки, редко (*Levenhookia dubia*, *S. guttatum*, *S. imbricatum*) наблюдается редукция их числа до 6—12. Эмбриологические исследования *L. dubia*, *S. graminifolium* и *S. tenellum* (Subramanyam, 1950, 1951a, 1970) выявили следующие особенности. Семязачатки однопокровные, тенуинуцеллятные, с узким и длинным микропиле; вокруг халазальной и средней частей зрелого зародышевого мешка развивается интегументальный тапетум; после оплодотворения обе эпидермы интегумента начинают заполняться темно окрашенным веществом. Эндосперм клеточный, образует терминальные гаустории (микропилярный и халазальный); оба гаустория 2-клеточные, каждая клетка 1-ядерная. Гаустории сохраняют активность до поздних стадий развития семени. В коробочке обычно развивается много мелких семян (Brouwer, Stählin, 1955; Raulings, Ladiges, 2001).

Хотя исследования, касающиеся морфологии завязи и плодов, довольно многочисленны, анатомическое строение семени изучено недостаточно, при этом данные о структуре семенной кожуры отсутствуют. Цель настоящего исследования — восполнить этот пробел.

Материал и методика

Плоды и семена были получены из Ботанического музея Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (С.-Петербург). Исследованы гербарные образцы зрелых плодов и семян 6 видов из 2 родов сем. *Stylidiaceae* (Takhtajan, 1997): *Levenhookia* R. Br. — *L. stipitata* F. Muell.; *Stylidium* Sw. — *S. fruticosum* R. Br., *S. graminifolium* Sw., *S. lineare* Sw., *S. plantagineum* Sond., *S. scandens* R. Br.

Для анатомического изучения сухие семена предварительно размачивали в смеси спирт—глицерин—вода (1 : 1 : 1). Исследования проводили по общепринятой для световой микроскопии методике с помощью микроскопов Cytaval и Amplival.

Результаты и обсуждение

Септицидные коробочки раскрываются двумя створками; у *L. stipitata* они вскрываются только в их верхней части, а у видов *Stylidium* — от верхушки до основания (рис. 1, *1*, *5*; 2, *1*; 3, *1*; 4, *1*). Плоды мелкие (*L. stipitata* — 0.3—0.4 см, виды *Stylidium* — 0.5—2.0 см), волчковидно-яйцевидной, цилиндрической формы, иногда неглубоко ребристые, гладкие или с головчатыми волосками, темно-коричневого цвета; коробочки увенчаны зубцами чашечки.

Семена (рис. 1, *2—3б*, *6*; 2, *2а—5*; 3, *3а—4*, *7*; 4, *3а*, *3б*) мелкие (*L. stipitata* — 0.3—0.6 мм, *S. fruticosum* — 0.9—1.0, *S. graminifolium*, *S. lineare* — 1.2—1.5, *S. scandens* — 1.5—2.0, *S. plantagineum* — 1.5—2.7), различаются по строению у разных видов. У *S. fruticosum* (рис. 3, *3а—4*) форма семян овальная, удлиненная, с нерегулярными гранями; у *S. lineare* и *S. graminifolium* (рис. 3, *7*; 4, *3а*, *3б*) — овальная, с вытянутой базальной частью и 4—5 высокими ребрами вдоль семени. У *L. stipitata*, *S. scandens* и *S. plantagineum* семена удлиненные, плоско-выпукло-вогнутые, со вздутыми латеральными краями у двух первых видов и завернутыми — у последнего (рис. 1, *2—3б*, *6*; 2, *2а—3б*). Обработка размягчающей жидкостью заметно не

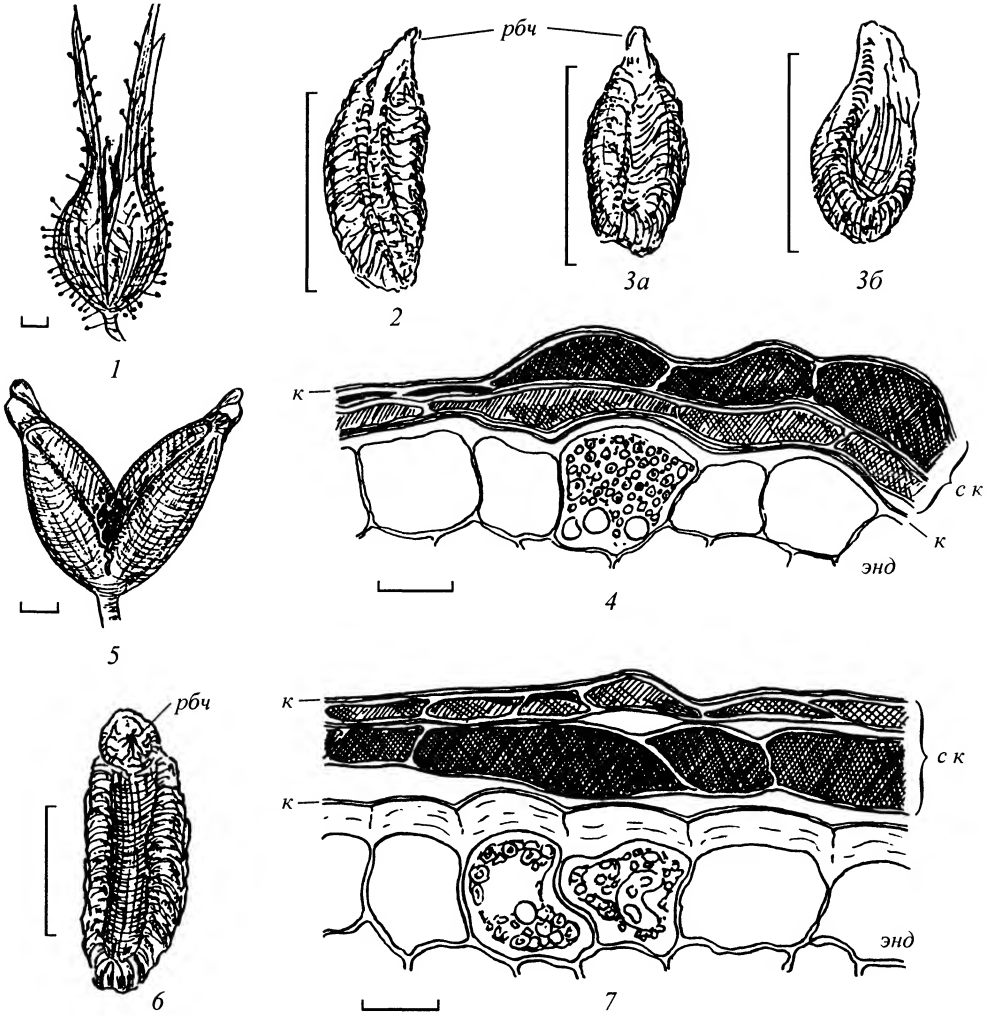

Рис. 1. Строение плодов и семян у *Levenhookia stipitata* и *Stylidium scandens*.

L. stipitata (*1—4*): внешний вид раскрывшегося плода (*1*), семени (*2*), семени с разных сторон (*3а*, *3б*), фрагмент поперечного среза семенной кожуры с прилегающим слоем эндосперма (*4*); *S. scandens* (*5—7*): внешний вид раскрывшегося плода (*5*) и семени (*6*), фрагмент поперечного среза семенной кожуры с прилегающим слоем эндосперма (*7*). *к* — кутикула, *рбч* — рубчик, *с к* — семенная кожура, *энд* — эндосперм. Масштабные линейки: *1—3б*, *5*, *6* — 0.1 см; *4*, *7* — 0.02 мм.

влияет на форму семян. Исключением является вид *S. plantagineum*, у которого семена приобретают округлую, дисковидную форму (рис. 2, *4*, *5*). Цвет семян изменяется от темно-коричневого до желтого; скульптура поверхности у одних видов гладкая (*L. stipitata*, *S. scandens*, *S. plantagineum* — рис. 1, *2—3б*; 2, *2а—5*), у других — мелко зернистая (*S. graminifolium* — рис. 4, *3а*, *3б*) или крупно бугорчатая (*S. fruticosum*, *S. lineare* — рис. 3, *3а—4*, *7*). На семенах хорошо выражен рубчик.

Семенная кожура тонкая, 2-слойная, образована наружной и внутренней эпидермами единственного интегумента (экзо-эндотестальная), мезотестальные слои в процессе развития семязачатка в семя облитерируются.

У *L. stipitata* клетки семенной кожуры крупные, плоские, тонкостенные; наружная эпидерма имеет волнистый контур, ее клетки слегка куполообразной фор-

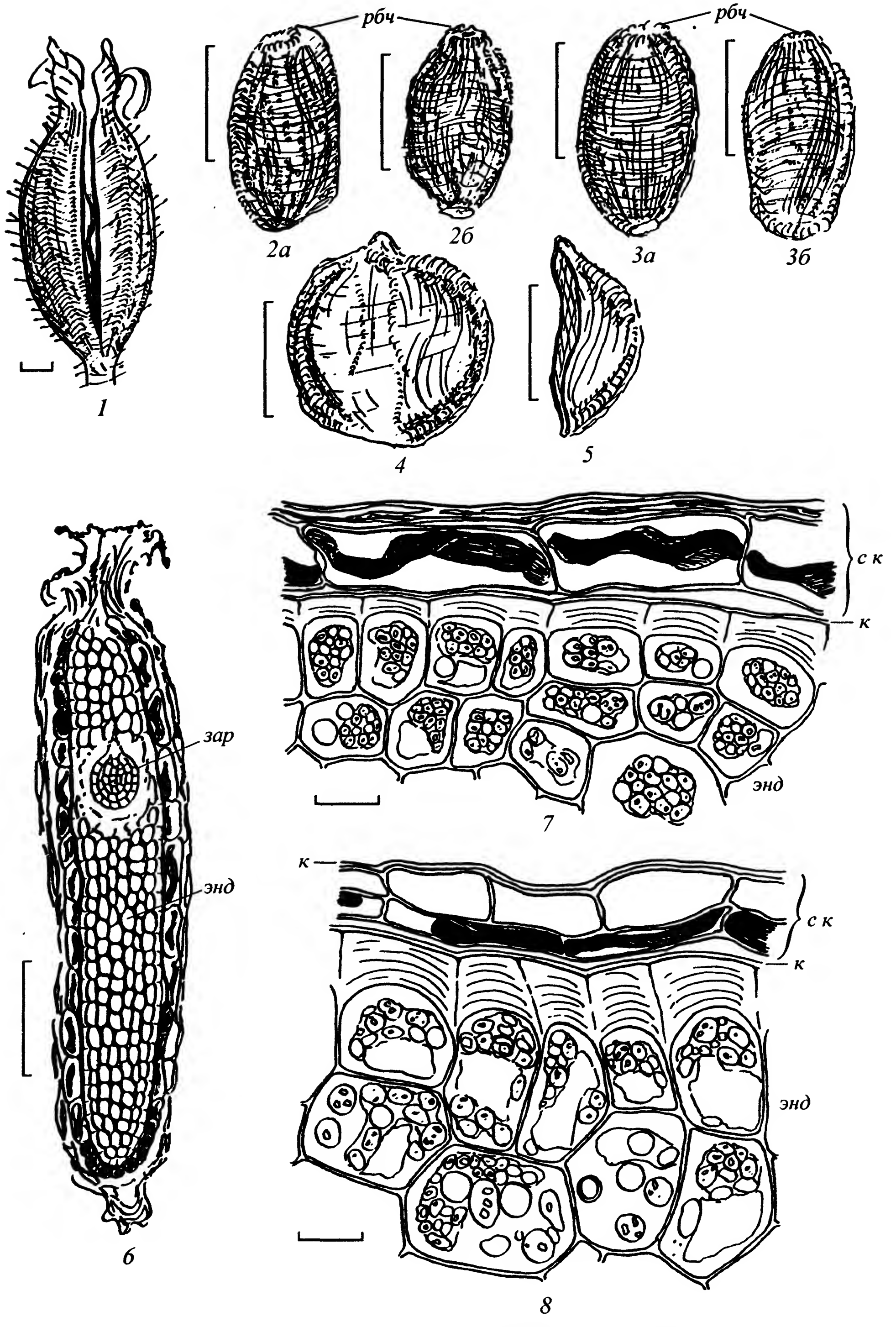

Рис. 2. Строение плода и семени у *Stylidium plantagineum.*

Внешний вид раскрывшегося плода (*1*) и 2 сухих семян с разных сторон (*2а—3б*); внешний вид (*4*) и продольный разрез (*5*) семени после обработки размягчающей жидкостью; вид семени на продольном срезе (*6*); фрагменты продольного (*7*) и поперечного (*8*) срезов семенной кожуры с прилегающими слоями эндосперма. *зар* **— зародыш. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабные линейки:** *1—5* **— 0.1 см;** *6* **— 0.3 см;** *7, 8* **— 0.02 мм.**

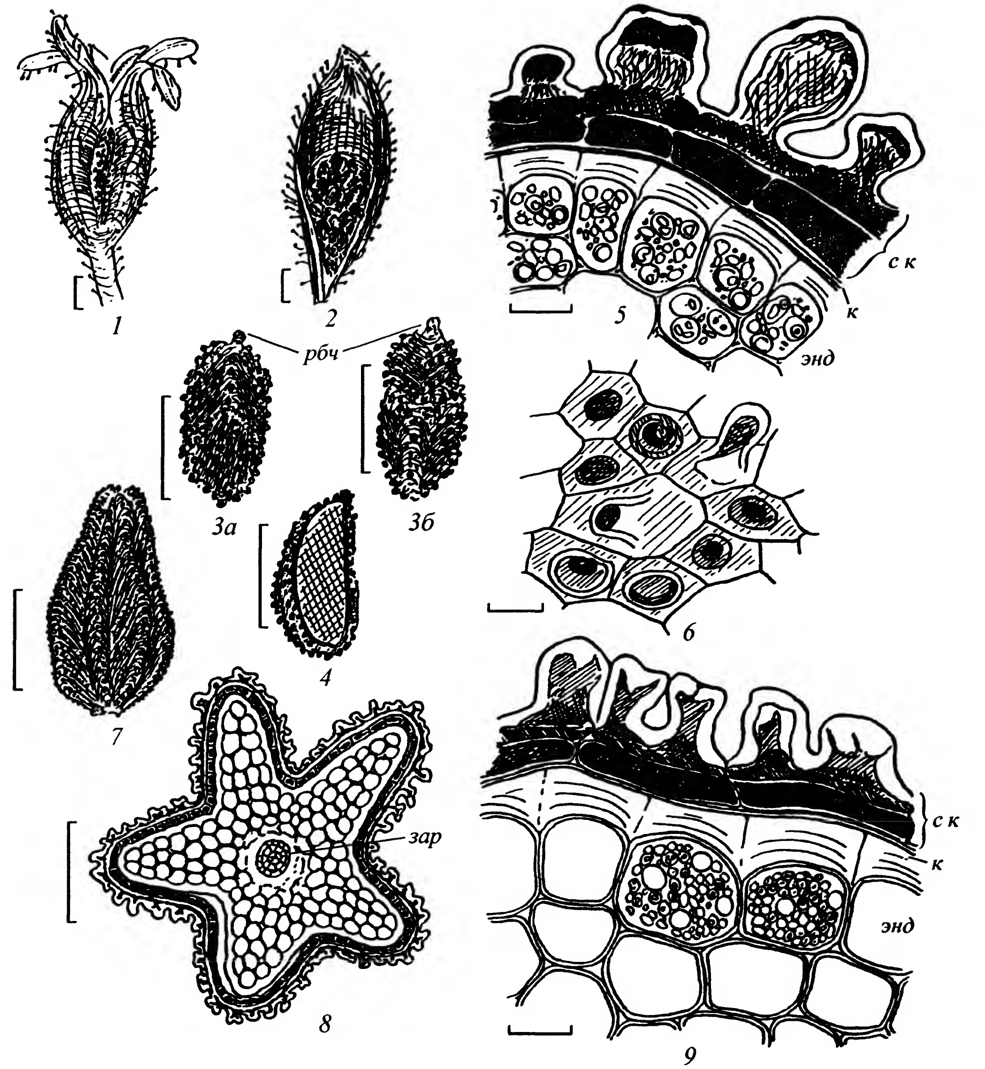

Рис. 3. Строение плодов и семян у *Stylidium fruricosum* и *S. lineare*.

S. fruticosum **(*1—6*): внешний вид раскрывшегося плода (*1*); вскрытый плод (*2*); внешний вид семени с разных сторон (*3а*, *3б*) и его продольный разрез (*4*); фрагмент поперечного среза семенной кожуры с прилегающим слоем эндосперма (*5*); клетки экзотесты с поверхности (*6*); *S. lineare* (*7—9*): внешний вид семени (*7*); поперечный срез семени (*8*); фрагмент поперечного среза семенной кожуры с прилегающими слоями эндосперма (*9*). Обозначения те же, что и на рис. 1 и 2. Масштабные линейки: *1—4*, *7* — 0.1 см; *8* — 0.3 см; *5*, *6*, *9* — 0.02 мм.**

мы, покрыты тонкой кутикулой; полости клеток целиком заполнены включениями флобафенов; в наружном слое их плотность выше (рис. 1, *4*).

У исследованных видов *Stylidium* эндотеста довольно однообразна по строению. Ее крупные, плоские, тонкостенные клетки либо целиком и равномерно заполнены включениями флобафенов (*S. scandens*, *S. fruticosum*, *S. lineare* — рис. 1, *7*; 3, *5*, *9*), либо на срезах включения имеют вид тяжей, расположенных в середине клетки (*S. plantagineum* — рис. 2, *7*, *8*) или вдоль ее наружной периклинальной стенки (*S. graminifolium* — рис. 4, *4—6*).

Экзотеста у исследованных видов различается. Так, у *S. scandens* она образована мелкими, тонкостенными с тонкой кутикулой клетками, полости которых це-

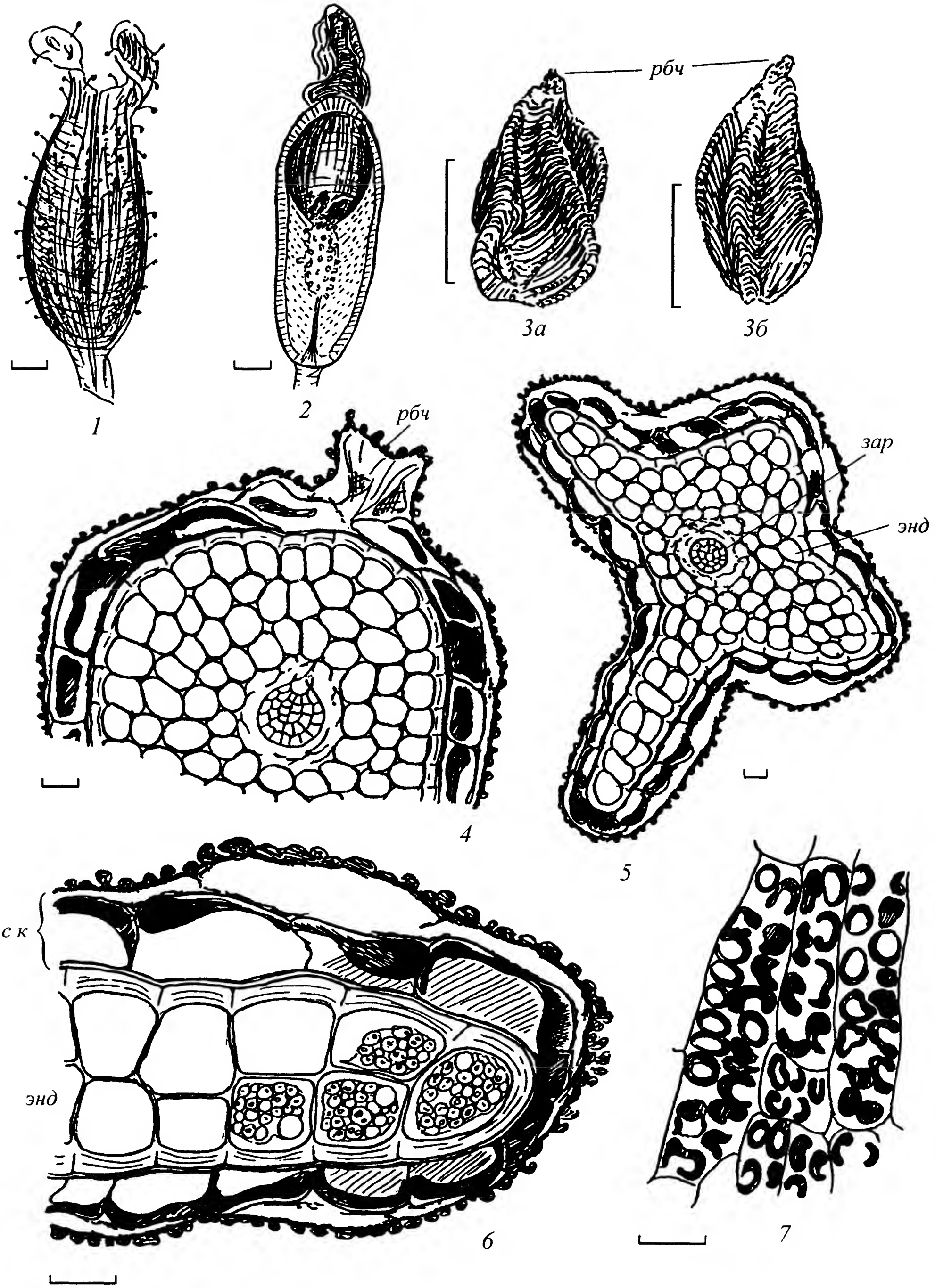

Рис. 4. Строение плода и семени у *Stylidium graminifolium*.

Внешний вид раскрывшегося плода (*1*); вскрытый плод, в переднем гнезде семена удалены с плаценты (*2*); внешний вид семени с разных сторон (*3а*, *3б*); продольный срез микропилярного конца семени (*4*); поперечный срез семени (*5*) и его фрагмент при большем увеличении (*6*); клетки экзотесты с поверхности (*7*). Обозначения те же, что и на рис. 1 и 2. Масштабные линейки: *1—3б* — 0.1 см; *4—7* — 0.02 мм.

ликом заполнены включениями флобафенов (рис. 1, *7*); у *S. plantagineum* клетки в основном сминаются, их оболочки смыкаются, сохраняются отдельные участки с различимыми пустыми клетками (рис. 2, *6—8*). Необычно выглядит экзотеста у двух других видов *Stylidium* — *S. fruticosum* и *S. lineare* (рис. 3, *5*, *6*, *8*, *9*). Ее плоские флобафенсодержащие клетки образуют заполненные включениями образования: крупные, грибовидной формы папиллы с выпуклой верхушкой у первого вида (рис. 3, *5*, *6*) и кольцевидные, подковообразные выросты, похожие на срезе на папиллы — у второго (рис. 3, *8*, *9*). И папиллы, и выросты окружены толстой, пропитанной кутином, стенкой, покрытой тонкой, пленчатой кутикулой. У *S. graminifolium* образующие экзотесту клетки не всегда можно определить на срезе, поскольку у них сохраняется лишь наружная периклинальная стенка и иногда наружная часть антиклинальных и фрагменты внутренних периклинальных стенок (рис. 4, *4—6*). На наружной стенке можно видеть мелкие, инкрустированные флобафенами бугорки или зерна. С поверхности форма их более разнообразная — округлая, подковообразная, кольцевидная (рис. 4, *7*).

Эндосперм (рис. 1, *4*, *7*; 2, *6—8*; 3, *5*, *8*, *9*; 4, *4—6*) обильный, мясистый, с маслами и белком. Наружная, граничащая с семенной кожурой стенка сильно утолщена и покрыта тонкой кутикулой. У видов *Stylidium* она обнаруживает хорошо заметную слоистость, что, видимо, позволяет говорить о наличии в ее составе запасных гемицеллюлоз.

Зародыш (рис. 2, *6*; 3, *8*; 4, *4*, *5*) очень маленький, прямой, шаровидный и недифференцированный.

Семя с таким зародышем нуждается в длительном доразвитии, а для осуществления процессов с ним связанных должно быть приспособлено к длительному хранению. Семенная кожура у исследованных видов хотя и тонкая, но достаточно прочная, способная защитить внутренние ткани от механических повреждений. Наличие включений флобафенов в семенной кожуре, толстая кутинизированная стенка, покрывающая папиллы и выросты, структуры в виде бугорков и зерен, образующиеся на поверхности, с одной стороны, обеспечивают такую защиту, а с другой — понижают проницаемость для воды и газов, тем самым, видимо, уменьшают транспирацию и газообмен, препятствуя преждевременному набуханию семени.

Заключение

Для всех исследованных видов (*Levenhookia stipitata* и 5 видов *Stylidium*) характерна тонкая, 2-слойная (экзо-эндотестальная) семенная кожура.

Выявлено сходство в строении семенной кожуры у *L. stipitata* и одного из видов *Stylidium*, а именно *S. scandens*: образующие экзотесту и эндотесту клетки плоские, целиком заполнены флобафенами.

В пределах рода *Stylidium* обнаружено межвидовое разнообразие в строении семени и семенной кожуры, в первую очередь — строения экзотесты. Так, у *S. plantagineum* экзотеста представлена смятыми пустыми клетками, у *S. graminifolium* ее клетки не всегда обозначены, но на поверхности выявляются пропитанные флобафенами бугорки и зерна. Для *S. scandens*, *S. fruticosum* и *S. lineare* характерна экзотеста из плоских флобафенсодержащих клеток; у *S. fruticosum* они формируют грибовидные папиллы, а у *S. lineare* — кольцевидной и подковообразной формы выросты. Эндотеста менее изменчива — образующие ее плоские клетки либо целиком заполнены флобафенами (*S. scandens*, *S. fruticosum*, *S. lineare*), либо имеют вид тяжей (*S. plantagineum*, *S. graminifolium*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Brouwer W., Stählin A. Handbuch der Samenkunde für Landwirtschaft, Gartenbau und Forstwirtschaft. Frankfurt-am-Main, 1955. 655 S.

Mildbraed J. Stylidiaceae // Engler A. Das Pflanzenreich. Leipzig, 1908. Bd 4. H. 35. 95 S.

Rauling E. J., Ladiges P. Y. Morphological variation and speciation in *Stylidium graminifolium* (*Stylidiaceae*): description of *S. montanum* and reinstatement of *S. armeria* // Austr. Syst. Bot. 2001. Vol. 14. N 6. P. 901—935.

Rosén W. Beitrag zur Embryologie der Stylidiaceen // Bot. Notis. (Lund). 1935. Bd 1935. S. 273—278.

Slooten D. F., van. Stylidiaceae // Flora Malesiana. Djakarta, 1954. Ser. 1. Vol. 4. Pt. 5. S. 517—631.

Subramanyam K. Development of embryo sac and endosperm in *Stylidium tenellum* Swartz. // Curr. Sci. 1950. Vol. 19. N 9. P. 294.

Subramanyam K. A morphological study of *Stylidium graminifolium* Swartz. // Lloydia. 1951a. Vol. 14. N 2. P. 65—81.

Subramanyam K. On the probable origin of the unilocular ovary of the *Compositae* from the *Stylidiaceae* // Proc. Indian. Acad. Sci. 1951b. Vol. 33. N 6. P. 327—330.

Subramanyam K. Stylidiaceae // Bull. Ind. Nat. Sci. Acad. 1970. N 41. P. 321—324.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

SUMMARY

The results of the study of fruit and seed anatomy and morphology of 6 species from 2 genera of the *Stylidiaceae* family are represented. The seed-coat is thin, 2-layered (exo-endotestal), differs in the exotesta structure. The specific diversity of seed and seed-coat structure within the genus *Stylidium* was revealed. The similarity was found in the seed-coat structure of *Levenhookia stipitata* and *Stylidium scandens.*

УДК 576.312.35/37 : 582.475.2 Бот. журн., 2005 г., т. 90, № 4

© Т. С. Седельникова, А. В. Пименов

КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ БОЛОТНОЙ И СУХОДОЛЬНОЙ ПОПУЛЯЦИЙ *LARIX SIBIRICA* (*PINACEAE*) ИЗ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

T. S. SEDELNIKOVA, A. V. PIMENOV. KARYOLOGICAL STUDY OF SWAMP AND DRY VALLEY POPULATIONS OF *LARIX SIBIRICA* (*PINACEAE*) FROM WEST SIBERIA

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок
Факс (3912) 43-36-86
E-mail: Institute@forest.akadem.ru
Поступила 16.06.2004

В диплоидном наборе содержится 24 хромосомы (2n = 2x = 24). В отдельных клетках отмечено изменение числа хромосом (миксоплоидия). В кариотипе лиственницы идентифицируются I—VI (метацентрики), VII (интерцентрики) и VIII—XII (субметацентрики) группы хромосом. Между популяциями лиственницы обнаружены отличия по показателям суммарной длины хромосомного набора, абсолютной длины хромосом и центромерного индекса, по числу вторичных перетяжек и ядрышек, спектру хромосомных аномалий. Кариотип западносибирских популяций лиственницы по ряду признаков занимает промежуточное положение между кариотипами *L. sibirica* и *L. sukaczewii*, что, вероятно, может свидетельствовать о гибридном происхождении этих популяций.

Ключевые слова: *Larix sibirica*, кариотип, вторичные перетяжки, ядрышки, структурные перестройки хромосом.

Лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.) является одним из основных лесообразующих видов бореальной зоны Евразии. Ее ареал охватывает территорию около 3.3 млн. км² (Абаимов и др., 1980). *L. sibirica* произрастает в Приенисейской Сибири, в Южном Забайкалье, а также на Алтае, в Восточном Казахстане, на северо-западе Монголии и на китайском Тянь-Шане (Бобров, 1978). Комплекс гибридных форм *L. sibirica* Ledeb. × *L. gmelinii* (Rupr.) (*Larix czekanowskii* Szaf.) занимает Среднюю Сибирь от юга Таймыра до Восточного Забайкалья (Круклис, Милютин, 1977). Лиственница, распространенная в Приобье, на Урале и на северо-востоке России, рассматривается в качестве самостоятельного вида *Larix. sukaczewii* N. Dylis (Дылис, 1947). Видовой статус *L. sukaczewii* некоторыми исследователями признается (Путенихин, 2003), а другими — оспаривается (Бобров, 1978; Рождественский, Семериков, 1995). По совокупности генетических и кариологических признаков предлагается рассматривать *L. sukaczewii* в качестве подвида *L. sibirica* (Милютин и др., 1993; Милютин, 2003).

К настоящему времени кариологически изучены монгольские, казахстанские, восточносибирские популяции *L. sibirica*, уральские и европейские популяции *L. sukaczewii*, а также гибрид *L. czekanowskii* из Восточной Сибири (Круклис, Милютин, 1977; Муратова, Чубукина, 1985; Муратова, 1991а; Фарукшина, 1998). Неизученным оставался кариотип западносибирских популяций лиственницы. В настоящем сообщении представлены результаты кариологического исследования лиственницы сибирской, занимающей болотные и суходольные экотопы южно-таежной подзоны Западной Сибири.

Материал и методика

Объектом исследования послужили популяции лиственницы, произрастающие на территории Тимирязевского лесхоза Томской обл. Семенной материал (по 10 шт. макростробилов с каждого дерева) собирали в 2001 г. с 74 деревьев в согре травяно-болотной кочкарной и с 82 деревьев в суходольном лиственничнике разнотравно-зеленомошном с кустарниками. Возраст изученных деревьев достигает 180—210 лет. В согре диаметр их ствола составляет 50—76 см, высота — 33—37 м, на суходоле соответственно — 36—58 см и 36—42 м.

Длина и диаметр макростробилов в согре составляет 34.3 ± 0.42 и 24.5 ± 0.29 мм, на суходоле — 33.9 ± 0.44 и 24.8 ± 0.35 мм соответственно. Масса 1000 шт. полнозернистых семян лиственницы с согры составляет 10.2 ± 0.21 г, а суходольной лиственницы 12.1 ± 0.16 г. Всхожесть семян лиственницы с согры равняется 48.7 ± 3.14 %, с суходола — 32.3 ± 1.62 %.

Для кариологического анализа проростки семян обрабатывали 1%-м раствором колхицина в течение 4—6 ч, фиксировали спиртово-уксусной смесью (3 : 1). Окраску материала производили 1%-м раствором ацетогематоксилина. Приготовление давленых препаратов осуществляли по стандартной для хвойных методике. Препараты просматривали под микроскопом МБИ-6, клетки фотографировали в иммерсионной системе. При измерении хромосом на микрофотографиях определяли абсолютную длину (L^a, мкм), суммарную длину диплоидного набора (ΣL^a, мкм), относительную длину (L^r, %), центромерный индекс (I^c, %), а также локализацию и частоту встречаемости вторичных перетяжек (sc, %).

Хромосомы измеряли на 28 метафазных пластинках лиственницы с болотной согры и с суходола. Для вычисления средних морфометрических параметров хромосом, построения поликариограмм и идиограмм отбирали по 16 пластинок с согры и суходола в соответствии со значениями общей длины хромосомных наборов (ΣL^a, мкм), укладывающимися в интервале спирализации $x \pm 1\sigma$. Этот интервал составляет для лиственницы с согры 260.0—319.9 мкм, с суходола —

240.0—299.9 мкм. Типы хромосом определяли по классификации В. Г. Грифа и Н. Д. Агаповой (1986). Ядрышки окрашивали 50%-м раствором азотнокислого серебра при температуре 60 °С (Муратова, 1995). Число ядрышек подсчитывали в 608 интерфазных ядрах лиственницы с согры и в 527 — с суходола. Хромосомные перестройки анализировали согласно общепринятой методике (Бочков и др., 1972).

Результаты и обсуждение

Установлено, что в диплоидном наборе лиственницы сибирской как с согры, так и с суходола содержится 24 хромосомы ($2n = 2x = 24$), что согласуется с ранее полученными данными для популяций этого вида (Муратова и др., 1988; Муратова, 1991а). В отдельных корневых меристемах обеих популяций лиственницы наблюдалась миксоплоидия: наряду с нормальными имелись анеуплоидные ($2n = 22$, 23, 25, 26), триплоидные ($2n = 3x = 36$) и тетраплоидные ($2n = 4x = 48$) клетки. Наличие миксоплоидов отмечалось также у *L. sibirica* из Монголии и Тувы (Муратова, 1991а). Миксоплоидия распространена в популяциях других представителей *Larix* — *L. sukaczewii* с Урала, *L. ochotensis* Kolesn. из Магаданской обл., гибрида *L. sukaczewii* Dyl. × *L. decidua* Mill. из Воронежской обл. (Буторина и др., 1987; Муратова, 1993; Фарукшина, 1998).

Установлено, что суммарная длина диплоидного набора хромосом (ΣL^a) лиственницы с согры варьирует от 227.6 до 332.1 мкм (CV = 11.4 %), с суходола — от 199.0 до 315.1 мкм (CV = 11.8 %). Популяция лиственницы с согры характеризуется средним значением суммарной длины хромосом $\Sigma L^a = 275.0 \pm 5.92$ мкм, достоверно отличаясь по этому признаку от суходольной популяции этого вида ($\Sigma L^a = 259.0 \pm 5.78$ мкм).

С помощью метода поликариограммного анализа в обеих популяциях лиственницы выделяются 2 группы и индивидуально 1 пара хромосом. Первая группа состоит из 6 пар длинных метацентрических хромосом (I—VI). Более короткие субметацентрические хромосомы образуют вторую группу из 5 пар (VIII—XII). Отдельно идентифицируется 1 пара хромосом интерцентрического типа (VII), занимающая промежуточное положение по длине по сравнению с двумя другими группами хромосом. Различия по относительной длине и центромерному индексу между выделенными морфологическими типами хромосом статистически достоверны (рис. 1, *а*, *б*).

По данным других авторов, в кариотипе популяций *L. sibirica* различного происхождения идентифицируются только 2 группы хромосом — длинные метацентрики (I—VI пары) и короткие субметацетрики, образующие VII—XII пары; хромосомы интерцентрического типа не выделяются (Круклис, Милютин, 1977; Муратова и др., 1988; Муратова, 1991а; Милютин и др., 1993). В популяциях *L. sukaczewii* хромосомы распределяются на 3 группы — длинные метацентрики (I—VI пары), более короткие интерцентрики (VII—IX пары), короткие субметацентрики, соответствующие X—XII парам (Муратова, Чубукина, 1985; Милютин и др., 1993; Фарукшина, 1998).

Сравнение полученных нами результатов с литературными данными свидетельствует, что кариотип западносибирских популяций лиственницы по идентифицируемым морфологическим типам хромосом является переходным между кариотипами *L. sibirica* и *L. sukaczewii*. Изученные суходольная и болотная популяции лиственницы находятся в нижнем междуречье Томи и Оби. Большинство авторов сходятся во мнении, что именно по р. Обь проходит восточная граница расселения

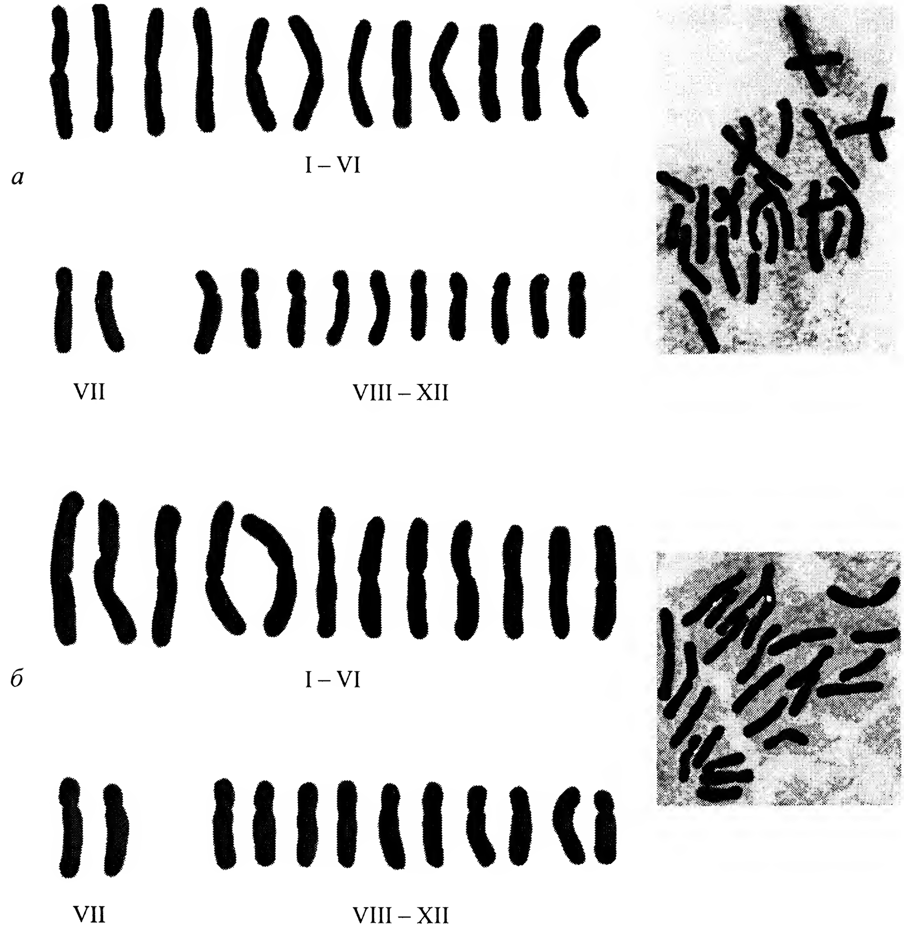

Рис. 1. Кариотип лиственницы сибирской, систематизированный по результатам поликариограммного анализа (2n = 24).

а — популяция с болотной согры, *б* — популяция с суходола. I—XII — номера хромосом.

L. sukaczewii, восточнее которой распространена *L. sibirica* (Дылис, 1947; Абаимов и др., 1980; Абаимов, 1997; Милютин, 2003). Предполагается, что в настоящее время Западная Сибирь охвачена процессом интрогрессивной гибридизации лиственницы сибирской с лиственницей Сукачева, подтверждением чего может служить обнаружение в данном регионе промежуточных фенотипов (Путенихин, 1993, 2003).

Известно, что в роде *Larix* имеется целый ряд межвидовых гибридных комплексов. Отсутствие механизмов репродуктивной изоляции у видов этого рода способствует развитию интрогрессивной гибридизации в зонах вторичного контакта ареалов. Переходные гибридные формы наблюдаются в зоне контакта ареалов *L. sibirica* и *L. gmelinii* (гибридный комплекс *L. czekanowskii*), а также *L. gmelinii* и *L. cajanderi* Mayr. Как правило, у гибридных особей проявляются различные сочетания признаков родительских видов (Круклис, Милютин, 1977; Абаимов, 1997; Милютин, 2003).

Сравнительный анализ морфологических параметров хромосом популяций лиственницы с согры и суходола показывает, что эти популяции достоверно отличаются между собой по показателям суммарной длины хромосомного набора, абсолютной длины хромосом и центромерного индекса, не различаясь по относительной длине хромосом (табл. 1). Выявленные отличия могут быть следствием разных условий произрастания лиственницы в согре и на суходоле.

Сопоставление полученных данных с литературными сведениями (Муратова, Чубукина, 1985; Муратова, 1991а; Милютин и др., 1993; Фарукшина, 1998) свидетельствует о том, что западносибирские популяции лиственницы по параметрам суммарной длины диплоидного набора, абсолютной длины и центромерного индекса сходны с популяциями *L. sibirica*. В то же время по показателю относительной длины хромосом популяции лиственницы с согры и суходола проявляют тенденцию к большему сходству с *L. sukaczewii*.

При выделении отдельных пар хромосом в качестве дополнительных маркеров использовались вторичные перетяжки (табл. 1, 2). В популяциях лиственницы как с согры, так и с суходола выявляется по одной перетяжке в медиальной зоне длинного плеча I пары хромосом и в дистальной зоне короткого плеча II—III пар хромосом. IV пара хромосом содержит 2 смежные перетяжки на длинном плече в проксимальной и дистальной зонах. Кроме того, VIII пара хромосом популяции лиственницы с согры имеет 2 вторичные перетяжки в проксимальной и медиальной зонах длинного плеча, не выявляющиеся в суходольной популяции. Все обнаруженные вторичные перетяжки являются постоянными, т. е. встречаются с частотой свыше 15 %. Общее число хромосом с вторичными перетяжками в популяции лиственницы с суходола составляет 4 пары, а в популяции этого вида с согры — 5 пар. Результаты изучения морфометрических параметров хромосом и вторичных перетяжек позволили построить сравнительную идиограмму популяций лиственницы с согры и суходола (рис. 2).

Согласно полученным данным, западносибирские популяции лиственницы отличаются большим числом вторичных перетяжек, чем ранее изученные популяции *L. sibirica*. Для лиственницы сибирской из различных мест произрастания характерно наличие постоянной вторичной перетяжки в дистальной зоне только двух пар хромосом (Круклис, Милютин, 1977; Муратова, 1991а). Хромосомный набор лиственницы Сукачева также содержит вторичную перетяжку аналогичной локализации в этих двух парах хромосом; кроме того, вторичные перетяжки различной локализации выявляются и в других хромосомах набора *L. sukaczewii* (Муратова, Чубукина, 1985; Милютин и др., 1993; Фарукшина, 1998). Изученные нами западносибирские популяции лиственницы по количеству вторичных перетяжек в хромосомах проявляют большее сходство с популяциями лиственницы Сукачева.

Среди других представителей *Larix* максимальное количество хромосом с вторичными перетяжками (3 пары) отмечено у *L. gmelinii* и *L. cajanderi*, произрастающих в экстремальных условиях северо-восточных регионов России (Круклис, Милютин, 1977; Муратова, 1991б), а также у дальневосточных видов — *L. olgensis* A. Henry, *L. lubarskii* Sukacz., *L. komarovii* Kolesn. и *L. ochotensis* (Ильченко, 1973; Муратова, 1993).

Известно, что вторичные перетяжки в функциональном отношении соответствуют кластерам многократно повторенных рибосомных генов, в результате транскрипции которых образуется ядрышко (Челидзе, Зацепина, 1988). Широкое распространение нуклеолярного полиморфизма у представителей сем. *Pinaceae*, связанное с участием рибосомных генов в белковом метаболизме клетки, имеет важное эволюционное значение в этой группе растений (Муратова, 1983).

В интерфазных ядрах лиственницы с согры и суходола максимальное число ядрышек достигает соответственно 8 и 6. Среднее число ядрышек в ядрах лиственницы с согры составляет 2.8 ± 0.05, с суходола — 2.5 ± 0.04. По этому признаку по-

ТАБЛИЦА 1

Морфометрические параметры хромосом лиственницы сибирской в различных условиях произрастания

Номера хромосом	Абсолютная длина		Относительная длина		Центромерный индекс		Локализация вторичных перетяжек	
	x ± m_x, мкм	CV, %	x ± m_x, мкм	CV, %	x ± m_x, мкм	CV, %	x ± m_x, мкм	CV, %
				Популяция с согры				
I	14.7 ± 0.14	13.2	5.1 ± 0.04	10.5	47.6 ± 0.17	4.9	55.9 ± 0.73	5.8
II—III	14.7 ± 0.14	13.2	5.1 ± 0.04	10.5	47.6 ± 0.17	4.9	63.4 ± 0.39	4.5
IV	14.7 ± 0.14	13.2	5.1 ± 0.04	10.5	47.6 ± 0.17	4.9	39.3 ± 1.84	11.5
							69.3 ± 2.30	7.4
V—VI	14.7 ± 0.14	13.2	5.1 ± 0.04	10.5	47.6 ± 0.17	4.9	Перетяжек нет	
VII	10.8 ± 0.17	8.8	3.7 ± 0.05	7.5	26.6 ± 0.34	7.2	»	»
VIII	9.2 ± 0.09	11.6	3.2 ± 0.03	10.3	31.5 ± 0.24	9.7	42.1 ± 2.23	14.0
							59.1 ± 1.56	8.4
IX—XII	9.2 ± 0.09	11.6	3.2 ± 0.03	10.3	31.5 ± 0.24	9.7	Перетяжек нет	
				Популяция с суходола				
I	13.4 ± 0.13	13.6	5.0 ± 0.04	11.6	47.2 ± 0.20	5.9	55.5 ± 0.49	4.4
II—III	13.4 ± 0.13	13.6	5.0 ± 0.04	11.6	47.2 ± 0.20	5.9	64.0 ± 0.40	4.2
IV	13.4 ± 0.13	13.6	5.0 ± 0.04	11.6	47.2 ± 0.20	5.9	43.8 ± 0.69	5.2
							68.2 ± 1.92	6.3
V—VI	13.4 ± 0.13	13.6	5.0 ± 0.04	11.6	47.2 ± 0.20	5.9	Перетяжек нет	
VII	10.0 ± 0.15	8.7	3.8 ± 0.03	5.1	27.3 ± 0.24	4.9	»	»
VIII—XII	8.7 ± 0.08	12.0	3.2 ± 0.02	9.6	32.1 ± 0.24	9.6	»	»

ТАБЛИЦА 2

Характеристика вторичных перетяжек в хромосомах лиственницы сибирской в различных условиях произрастания

Номера хромосом	Локализация вторичной перетяжки на плечах хромосомы, %		Частота встречаемости, %	
	sc_1	sc_2	sc_1	sc_2
Популяция с согры				
I	55.9 ± 0.73 длинное	—	53.6	—
II—III	63.4 ± 0.39 короткое	—	75.0	—
IV	39.3 ± 1.84 длинное	69.3 ± 2.30 длинное	17.9	17.9
V—VII	Перетяжек нет			
VIII	42.1 ± 2.23 длинное	59.1 ± 1.56 длинное	21.4	25.0
IX—XII	Перетяжек нет			
Популяция с суходола				
I	55.5 ± 0.49 длинное	—	25.0	—
II—III	64.0 ± 0.40 короткое	—	92.9	—
IV	43.8 ± 0.69 длинное	68.2 ± 1.92 длинное	32.1	17.9
V—XII	Перетяжек нет			

пуляции лиственницы с согры и суходола достоверно различаются между собой. Согласно ранее полученным данным, кариотипы болотных популяций хвойных по сравнению с хромосомными наборами суходольных насаждений характеризуются более высоким числом вторичных перетяжек и ядрышек, что, по-видимому, может играть адаптивную роль для видов *Pinaceae* в стрессовых условиях гидроморфных экотопов (Седельникова и др., 2000, 2004; Седельникова, Пименов, 2003).

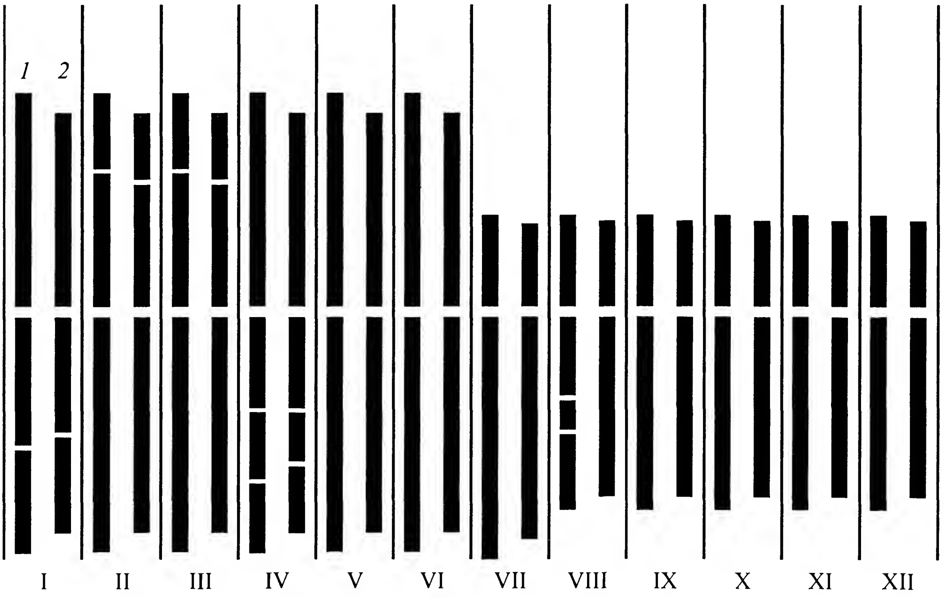

Рис. 2. Сравнительная идиограмма лиственницы сибирской (пробелами обозначены вторичные перетяжки).

1 — согра, *2* — суходол. I—XII — номера хромосом.

ТАБЛИЦА 3

Встречаемость и спектр метафазных нарушений
в популяциях лиственницы сибирской с суходола и согры

Показатели		Суходол	Согра
Число изученных корневых меристем, шт.		60	107
Число корневых меристем с нарушениями, шт./%		22/36.7	26/24.3
Число изученных клеток, шт.		465	989
Число клеток с нарушениями, шт./%		38/8.2	56/5.7
Типы метафазных нарушений, шт./%	Ацентрическое кольцо	4/0.9	3/0.3
	Ацентрическое кольцо с фрагментом	—	1/0.1
	Один или несколько фрагментов	5/1.1	22/2.2
	Кольцевая хромосома	3/0.6	5/0.5
	Одна или две кольцевые хромосомы с фрагментом	—	2/0.2
	«Надетая» кольцевая хромосома	1/0.2	—
	Полицентрическая хромосома	—	1/0.1
	Анеуплоидная клетка	12/2.6	11/1.1
	Триплоидная клетка	4/0.9	5/0.5
	Тетраплоидная клетка	7/1.5	3/0.3
	Нарушение спирализации	2/0.4	3/0.3

Интерфазные ядра различных популяций *L. sibirica* и *L. sukaczewii* содержат 2.3—2.7 ядрышек, а их максимальное количество не превышает 4 (Муратова, Чубукина, 1985; Муратова, 1991а). По данным Е. Н. Муратовой (1991б, 1993), среди видов *Larix* наибольшее количество ядрышек (6) отмечено в популяциях *L. ochotensis* и *L. gmelinii*, произрастающих в экстремальных условиях (Магаданская и Читинская области).

В отдельных клетках на стадии метафазы у лиственниц с согры и суходола обнаружены хромосомные мутации. Исследование митоза также позволило выявить хромосомные аномалии в ана-телофазе (табл. 3, 4; рис. 3, 4). Можно отметить,

ТАБЛИЦА 4

Встречаемость и спектр ана-телофазных нарушений
в популяциях лиственницы сибирской с суходола и согры

Показатели		Суходол	Согра
Число изученных корневых меристем, шт.		50	50
Число корневых меристем с нарушениями, шт./%		21/42.0	19/38.0
Число изученных клеток, шт.		502	354
Число клеток с нарушениями, шт./%		28/5.6	27/7.6
Типы ана-телофазных нарушений, шт./%	Один или несколько фрагментов	9/1.8	6/1.6
	Многополюсный митоз	4/0.8	5/1.4
	Мост одиночный	—	2/0.6
	Мост парный	—	1/0.3
	С-митоз	—	3/0.8
	Забегающая хромосома	8/1.6	4/1.1
	Отстающая хромосома	1/0.2	1/0.3
	Выбросы за пределы пластинки	3/0.6	2/0.6
	Неправильное расхождение полиплоидной клетки	1/0.2	2/0.6
	Остаточное ядрышко	—	1/0.3
	Агглютинация хромосом	2/0.4	—

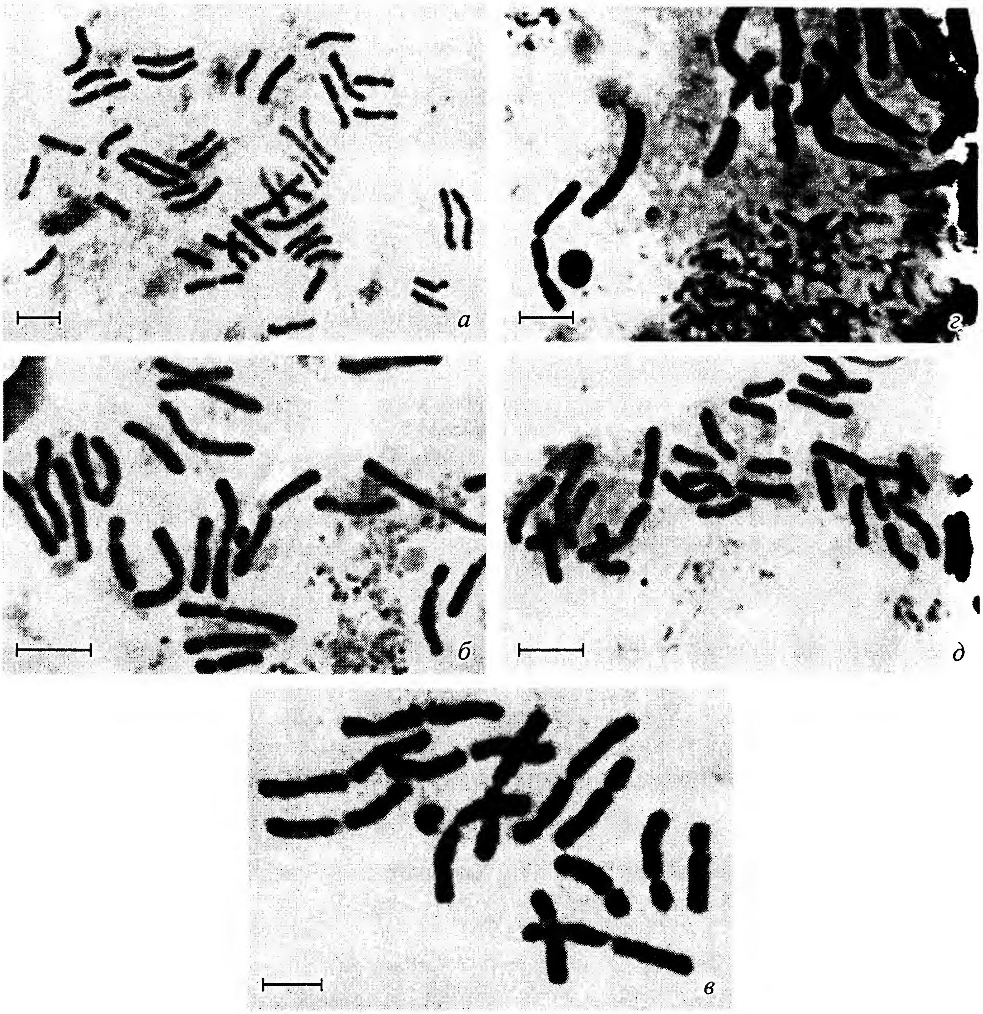

Рис. 3. Метафазные пластинки лиственницы сибирской с суходола.

а — с тетраплоидным набором хромосом (2n = 4x = 48); *б* — с фрагментом; *в* — с кольцевой хромосомой; *г* — с ацентрическим кольцом; *д* — с дицентрической хромосомой. Масштабная линейка, мкм: *а—в*, *д* — 10, *г* — 5.

что спектр зарегистрированных мутаций шире, а их встречаемость несколько ниже в популяции лиственницы с согры, по сравнению с суходольным насаждением этого вида.

Хромосомные аберрации были найдены ранее и в других популяциях *L. sibirica* и *L. sukaczewii*, произрастающих на Урале, в Башкирии, Туве, Казахстане и Монголии (Муратова, Чубукина, 1985; Муратова, 1991а; Фарукшина, 1998). В популяциях лиственницы из Воронежской обл. обнаружены отклонения в митозе, у данного вида из Южной Карелии и Заполярья — нарушения в мейозе (Тренин, 1986; Рождественский, Семериков, 1995; Буторина, Мазурова, 1999). По-видимому, возникновение хромосомных мутаций может свидетельствовать о перестройке и дифференцировке генотипов растений в различных условиях произрастания.

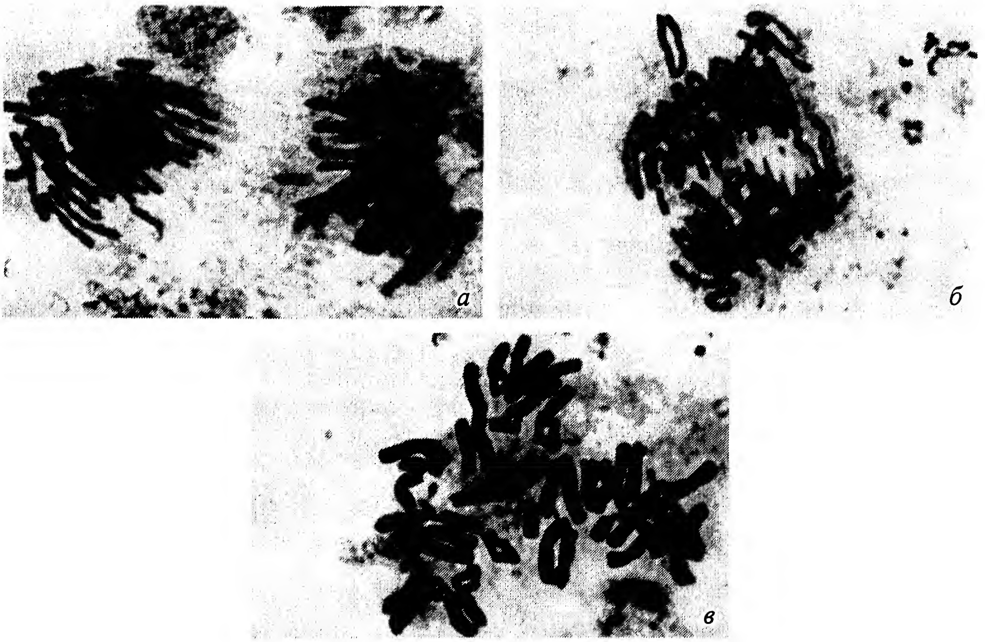

Рис. 4. Хромосомные аномалии в митозе.

а — фрагмент в анафазе лиственницы сибирской с согры, *б* — забегающая хромосома в анафазе лиственницы с суходола, *в* — С-митоз у лиственницы с суходола.

Заключение

Сравнительное кариологическое исследование болотной и суходольной популяций лиственницы сибирской, произрастающих на территории Западно-Сибирской низменности, выявило как сходство, так и различие их между собой по ряду признаков. Обнаруженные различия по показателям суммарной длины хромосомного набора, абсолютной длины хромосом и центромерного индекса, числу вторичных перетяжек и ядрышек, спектру и встречаемости хромосомных аномалий, по-видимому, имеют адаптивное значение, позволяющее лиственнице занимать различные экотопы в пределах ареала.

Анализ полученных результатов и литературных данных позволяет предположить, что кариотип западносибирских популяций лиственницы по выделяемым морфологическим типам хромосом занимает промежуточное положение между кариотипами *L. sibirica* и *L. sukaczewii*. По параметрам суммарной длины диплоидного набора хромосом, абсолютной длины хромосом и центромерного индекса западносибирские популяции лиственницы проявляют сходство с популяциями *L. sibirica*. По показателю относительной длины хромосом, а также числу вторичных перетяжек западносибирские популяции лиственницы более сходны с популяциями *L. sukaczewii*. Таким образом, по кариологическим признакам изученные болотная и суходольная популяции лиственницы из Западной Сибири имеют сходство как с популяциями *L. sibirica*, так и с популяциями *L. sukaczewii*. Сочетание признаков этих двух видов в хромосомном наборе может, вероятно, служить свидетельством гибридного происхождения западносибирских популяций лиственницы.

Благодарности

Авторы выражают глубокую признательность зав. лабораторией биогеоценологии доктору биологических наук С. П. Ефремову за предоставление материала для исследования, а также зав. лабораторией лесной генетики и селекции доктору биологических наук Е. Н. Муратовой за обсуждение статьи.

Работа выполнена при поддержке Интеграционного проекта СО РАН и ДВО РАН № 53, Интеграционного проекта СО РАН № 145, проекта РАН 12.1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абаимов А. П. Лиственничные леса и редколесья севера Сибири (разнообразие, особенности экологии и лесообразовательного процесса): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1997. 32 с.

Абаимов А. П., Карпель Б. А., Коропачинский И. Ю. О границах ареалов сибирских видов лиственницы // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 1. С. 118—120.

Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 189 с.

Бочков Н. П., Демин Ю. С., Лучник Н. В. Классификация и методы учета хромосомных аберраций в соматических клетках // Генетика. 1972. Т. 8. № 5. С. 133—141.

Буторина А. К., Дерюжкин Р. И., Мурая Л. С. и др. Цитологические особенности гетерозисной лиственницы // Лесоведение. 1987. № 4. С. 82—86.

Буторина А. К., Мазурова И. Э. Особенности цитогенетических показателей деревьев лиственницы сибирской *Larix sibirica* Ldb. в связи с влиянием хронической техногенной нагрузки // Цитология. 1999. Т. 41. № 12. С. 1057.

Гриф В. Г., Агапова Н. Д. К методике описания кариотипов растений // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 4. С. 550—553.

Дылис Н. В. Сибирская лиственница (материалы к систематике, географии и истории). М., 1947. 137 с.

Ильченко Т. П. Сравнительный кариологический анализ лиственниц Приморья // Лесоведение. 1973. № 6. С. 69—72.

Круклис М. В., Милютин Л. И. Лиственница Чекановского. М., 1977. 212 с.

Милютин Л. И. Биоразнообразие лиственниц России // Хвойные бореальной зоны. Лиственница. Красноярск, 2003. Вып. 1. С. 6—9.

Милютин Л. И., Муратова Е. Н., Ларионова А. Я. Генетико-таксономический анализ популяций лиственниц сибирской и Сукачева // Лесоведение. 1993. № 5. С. 55—63.

Муратова Е. Н. Кариология и филогения рода *Pinus* // Успехи соврем. биол. 1983. Т. 96. Вып. 2(5). С. 163—179.

Муратова Е. Н. Кариологическое исследование *Larix sibirica* (*Pinaceae*) в различных частях ареала // Бот. журн. 1991а. Т. 76. № 11. С. 1586—1595.

Муратова Е. Н. Добавочные хромосомы у лиственницы Гмелина *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. // ДАН СССР. 1991б. Т. 318. № 6. С. 1511—1514.

Муратова Е. Н. Кариотип лиственницы охотской (*Larix ochotensis* Kolesn.) в связи с ее систематическим положением // Бюл. МОИП. 1993. Т. 98. Вып. 3. С. 129—133.

Муратова Е. Н. Методика окрашивания ядрышек для кариологического анализа хвойных // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 2. С. 82—86.

Муратова Е. Н., Чубукина Н. Е. Кариологическое исследование лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* N. Dyl.): нуклеолярные районы и структурные перестройки // Цитология и генетика. 1985. Т. 19. № 6. С. 419—425.

Муратова Е. Н., Кравцов Б. А., Любшина Е. В. Применение методов многомерного анализа в кариологии хвойных (на примере лиственницы) // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1988. № 4. С. 594—601.

Путенихин В. П. Лиственница Сукачева на Южном Урале (изменчивость, популяционная структура и сохранение генофонда). Уфа, 1993. 195 с.

Путенихин В. П. Микроэволюционные аспекты внутривидовой дифференциации лиственницы Сукачева на Урале // Хвойные бореальной зоны. Лиственница. Красноярск, 2003. Вып. 1. С. 21—27.

Рождественский Ю. Ф., Семериков Л. Ф. Микроспорогенез лиственницы сибирской в Западно-Сибирском Заполярье // Экология. 1995. № 4. С. 263—267.

Седельникова Т. С., Муратова Е. Н., Ефремов С. П. Кариологические особенности видов хвойных на болотах и суходолах Западной Сибири // Сиб. бот. журн. Krylovia. 2000. Т. 2. № 1. С. 73—80.

Седельникова Т. С., Пименов А. В. Хромосомные мутации в болотной и суходольной популяциях *Abies sibirica* Ledeb. // Цитология. 2003. Т. 45. № 5. С. 515—520.

Седельникова Т. С., Муратова Е. Н., Пименов А. В., Ефремов С. П. Кариологические особенности болотных и суходольных популяций *Picea obovata* Ledeb. в Западной Сибири // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 5. С. 14—29.

Тренин В. В. Цитоэмбриология лиственницы. Л., 1986. 88 с.

Фарукшина Г.Г. Морфологическая и кариотипическая изменчивость лиственницы Сукачева и ели сибирской на Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1998. 25 с.

Челидзе П. В., Зацепина О. В. Морфофункциональная классификация ядрышек // Успехи соврем. биол. 1988. Т. 105. Вып. 2. С. 252—268.

SUMMARY

Two West Siberian populations of larch growing in swamp sogra and dry valley are studied. The diploid set in the both populations contains 24 chromosomes ($2n = 24$), in some cells alterations of chromosome number (mixoploidy) are registered. In the karyotypes of larch from sogra and dry valley, I—VI (metacentric), VII (intercentric), and VIII—XII (submetacentric) groups of chromosomes are identified. There are differences between the larch populations from sogra and dry valley in chromosome set sum length, absolute chromosome length, centromeric index, number of secondary constrictions, number of nucleoli, and spectrum of chromosome anomalies. The karyotype of the West Siberian larch populations takes an intermediate place between those of *Larix sibirica* and *L. sukaczewii* by such characters as chromosome types, morphometrical parameters, number of secondary constrictions. These characters, probably, indicate the hybrid origin of the West Siberian larch populations.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.33 (571.66)

© В. А. Бакалин

SCHOFIELDIA И *CRYPTOCOLEOPSIS* — НОВЫЕ РОДЫ ПЕЧЕНОЧНИКОВ (*HEPATICAE*) ДЛЯ ФЛОРЫ РОССИИ

V. A. BAKALIN. *SCHOFIELDIA* AND *CRYPTOCOLEOPSIS*, THE NEW GENERA OF LIVERWORTS (*HEPATICAE*) TO THE FLORA OF RUSSIA

Полярно-альпийский ботанический сад-институт Кольского НЦ РАН
184256 Кировск-6, Мурманская обл., Ботанический сад
Факс (81531) 51436
E-mail: v_bak@aprec.ru

Поступила 26.04.2004

На Камчатке выявлены 2 новых для России вида и рода печеночников — *Schofieldia monticola* Godfrey и *Cryptocoleopsis imbricata* Amakawa. Впервые на русском языке дается описание видов, обсуждаются их морфология, экология, распространение и отличительные признаки. Находки коренным образом изменяют представления об ареале родов. Описания обоих видов снабжены иллюстрациями.

Ключевые слова: *Schofieldia*, *Cryptocoleopsis*, *Cephaloziaceae*, *Jungermanniaceae*, *Hepaticae*, п-ов Камчатка, российский Дальний Восток.

В ходе изучения флоры печеночников Камчатки были выявлены 2 новых для территории России вида — *Schofieldia monticola* Godfrey и *Cryptocoleopsis imbricata* Amakawa. Оба таксона относятся к монотипным родам и считались ранее региональными эндемиками, первый (*S. monticola*) — западной части Северной Америки, а второй (*C. imbricata*) — Японии.

Обе находки в сущности еще раз подтверждают слабую изученность печеночников российского Северо-Востока и ошибочность большинства представлений об узкорегиональном эндемизме отдельных видов мохообразных, легко разрушаемых при проведении специальных исследований не только сопредельных районов, но и территорий, довольно далеко (на тысячи километров) отстоящих от ранее известных границ их ареала.

Поскольку описания *Schofieldia monticola* и *Cryptocoleopsis imbricata* были даны в практически недоступных для большинства российских бриологов зарубежных изданиях, считаю целесообразным привести не только новые точки их нахождения, но и дать детальное описание вариабельности и экологической приуроченности обоих видов. Все изученные образцы хранятся в гербарии Полярно-альпийского ботанического сада-института (KPABG), дубликаты переданы на хранение в БИН РАН (LE).

Schofieldia monticola Godfrey 1976. Bryologist. 3 : 315[1]

Растения мясистые, ломкие, (1)1.5—3 мм шир. и (5)8—15 мм дл., растущие в густых куртинах, стелющиеся, со слабо приподнимающимися верхушками, полупрозрачные, ярко-зеленые, без вторичной пигментации, отмершие побеги становятся беловатыми или бледно-буроватыми. Стебель редко ветвящийся; ветвление главным образом терминальное типа *Frullania*, с ветвями одинакового размера с главным побегом; иногда брюшное интеркалярное, приводящее к формированию мелколистных флагелловидных побегов. Стебли плотные, мясистые, ломкие, на поперечном срезе обычно эллиптические, приблизительно 680—880 мкм ((10)14—17 клеток) шир. и 480—500 мкм (12—16 клеток) дл.; коровые клетки тонкостенные, зеленые, 27—40 × 70—132 мкм на спинной поверхности, длина их превышает ширину в 2.1—3.8 раза, на поперечном срезе они немного мельче, чем клетки сердцевины стебля, которые достигают 40—50(60) × 60—75 мкм, тонкостенные, прозрачные, без грибных гиф. Брюшной сегмент стебля 8—10 клеток шир. Ризоиды рассеянные, немногочисленные, бесцветные, длиной до 1 мм. Листья сбегающие, на спинной стороне почти поперечно прикрепленные, при переходе к брюшной части постепенно приобретают почти горизонтальное прикрепление; листья 1300—2400 мкм шир. и 1280—1960 мкм дл. (ширина листа превышает длину до 1.35 раз или равна ей), почти черепитчато налегающие, вогнутые, иногда слегка отстоящие, упругие, несминающиеся, более или менее симметрично двулопастные, редко трехлопастные, с гладким, иногда волнистым краем, изредка с крупным выступающим заостренным или «пальцеобразным» зубцом у основания дорсального края; вырезка тупоугольная или закругленная (0.17)0.20—0.34(0.42) длины листа; лопасти широко треугольные, верхушки тупые или острые, оканчивающиеся 1—2-клеточным однорядным окончанием; основание листа более или менее ушковидное, т. е. образующее в нижней четверти дугообразно изогнутый придаток, по форме напоминающий ушко. Амфигастрии часто развиты, хотя обычно скрыты в ризоидах, очень вариабельные, от мелких, плоских, 3—5 клеток шир. в основании и 3 и более клеток длиной до довольно крупных лопатковидных структур, не превышающих 1/3 длины листа, с разнообразно закругленной верхушкой или ланцетные. Клетки листьев тонкостенные, почти изодиаметрические, без утолщений, за исключением верхушек лопастей, где имеются очень мелкие, вогнутые до слабо выпуклых угловые утолщения; клетки окончания лопасти и по краям 20—48 × 30—62 мкм; в середине листа 30—52 × 40—94(100) мкм; к основанию более длинные 25—62 × 54—125 мкм. Масляные тельца отсутствуют. Хлоропласты многочисленные и распределены по всей клетке, сферические, приблизительно 2.5—4 мкм в диам. Кутикула гладкая. [Вегетативное размножение посредством (1)2-клеточных шарообразных или эллипсоидальных до яйцевидных выводковых почек, 14—20 × 20—34 мкм, образующихся среди наиболее молодых листьев на верхушке побега.

---

[1] Для этого вида, а также и для *Cryptocoleopsis imbricata* информация о размерах отдельных органов и их составных частей, параметры которых выходят за рамки вариабельности растений в

Двудомные. Андроцеи закладываются на верхушке побега, но по мере его отрастания становятся интеркалярными; антеридиальные покровные листья сходны с обычными, но немного мельче, приблизительно 760 × 1040 мкм, с зубцом у основания переднего края, обычно с одним (очень редко с двумя) антеридиями в пазухе. Тело антеридия сферическое до закругленно эллиптического, приблизительно 160—200 мкм в диам.; ножка двурядная, короткая. Гинецеи на главном побеге или на коротких и мелколистных брюшных веточках; архегониальные покровные листья с длиной, превышающей ширину, более или менее прямоугольные до яйцевидных, двулопастные, иногда с небольшой добавочной долей или пальцевидным выростом, или явственно трехлопастные, (680)784—1440 мкм шир. и 1160—1696 мкм дл.; покровный амфигастрий обычно мельче, чем кроющие листья,

---

собранных мной образцах, выделена подчеркиванием. В квадратных скобках напечатаны сведения об органах, приводящихся на основе типового описания.

часто двулопастной, реже трехлопастной, приблизительно 600—1256 мкм шир. и 640—1480 мкм дл., прикрепленный к одному из архегониальных покровных листьев 1—2 общими клетками у основания. Периантии зеленые, удлиненные, 1440—1816 мкм дл., складчатые, с дольчатым устьем, каждая доля с 1—2-клеточными зубцами, 64—112 мкм шир. и 162—248 мкм дл. Ножка спорофита 4 клетки (приблизительно 220 мкм) в диам., с 8 рядами наружных клеток, каждая из которых приблизительно 60—70 мкм в диам., и с 4 рядами более мелких внутренних клеток 32—54 мкм в диам. Коробочка яйцевидная, красновато-бурая, с 2(3)-слойной стенкой, приблизительно 30—40 мкм толщ.; клетки наружного слоя прямоугольные, 16—24 × 28—64 мкм, с четким двухфазным развитием, выражающимся в наличии 2—4 узловатых утолщений только на одной из продольных клеточных стенок (редко утолщения встречаются на почти каждой длинной стенке); с 0—2 утолщениями на поперечной стенке; клетки внутреннего слоя удлиненные, приблизительно 10 мкм шир., с многочисленными, узкими (2 мкм шир.), полукольчатыми утолщениями. Элатеры 7.5—14 мкм толщ. и 112.5—280 мкм дл., двуспиральные, с шириной спирали 3—4 мкм, красно-бурые. Споры бледно-бурые, папиллозные, 12.5—16 мкм в диаметре]. (Рис. 1).

Изученные образцы: Россия, Северная Камчатка. Верховья р. Палана, район Паланских горячих источников, долина ручья Ключевого, впадающего справа в правый приток р. Палана. Горно-тундровый пояс, 650 м над ур. м., небольшой пересыхающий ручеек в моховой тундре, на влажном мелкоземе на берегу, 58°50′ с. ш., 16°20′ в. д. 11 VII 2003, В. А. Бакалин (KPABG, дубликат LE).[2] 2 образца из одной точки описания.

В Америке, согласно описанию J. D. Godfrey (1976), *Schofieldia monticola* растет на влажных склонах с избыточным грунтовым увлажнением или на берегах ручейков, берущих начало от снежников, или луж, иногда на более или менее освещенных местах, но чаще в затенении вересковых кустарничков (обычно под *Cassiope mertensiana* (Bong.) G. Don, реже под *Phyllodoce empetriformis* (Sm.) G. Don), в субальпийских лугах на высотах приблизительно 1200—2000 м. В качестве сопутствующих видов встречаются *Lophozia wenzelii* (Nees) Steph., *Calypogeia azurea* Stotler et Crotz, *Cephalozia* sp., *Moerckia blyttii* (Moerk) Brockm., *Schistochilopsis opacifolia* (Culmann) Konstantinova и *Nardia geoscyphus* (De Not) Lindb.

Условия произрастания вида в России (насколько об этом можно судить по двум образцам) в целом сходны с североамериканскими. Вид обнаружен на довольно хорошо освещенном месте (что не вполне характерно для растений, описанных Godfrey (1976)), но также на влажном мелкоземе по берегу ручейка. Вместе с *Schofieldia monticola* куртинку образовывали *Cephalozia bicuspidata* (L.) Dumort., *Nardia japonica* Steph., *Lophozia sudetica* (Nees ex Huebener) Grolle, с небольшой примесью *Pellia* sp. Меньшая высота над уровнем моря, на которой был встречен вид на Камчатке (600 м против 1200—2000 м над ур. м.) объясняется значительно более суровыми климатическими условиями. Так, на севере Камчатки хвойные породы отсутствуют и развиваются только каменноберезовые сообщества (*Betula ermanii* Cham.), которые в данном случае правильнее называть не лесами, а криволесьями. Тундровые сообщества представлены на высотах, превышающих 300 м над ур. м., причем, как правило, по долинам крупных рек они спускаются до уровня моря, благодаря чему у морского побережья формируется своеобразная инверсия высотной поясности растительности.

---

[2] Здесь и далее определение координат и высоты над ур. м. проведено по топографической карте масштаба 1 : 200 000 с высотными изолиниями через 80 м.

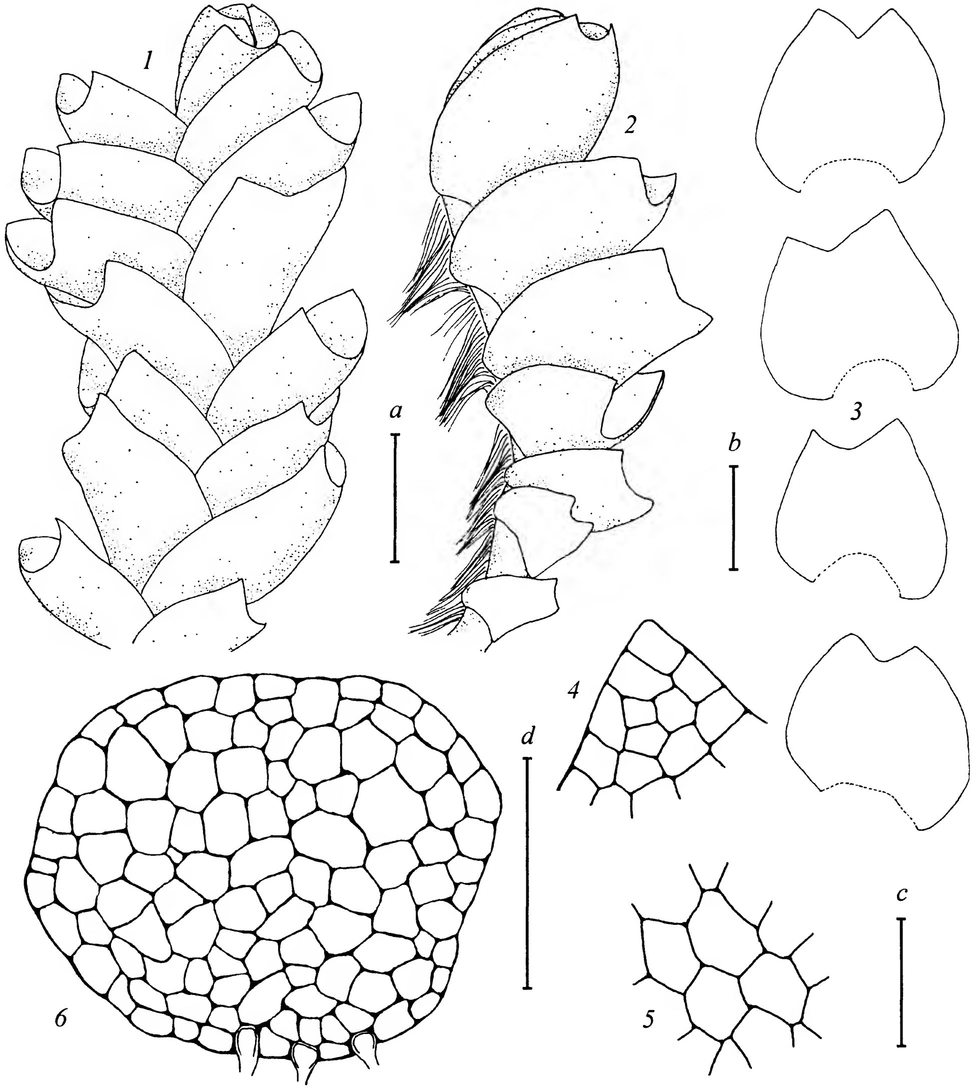

Рис. 1. *Schofieldia monticola* Godfrey.

1 — стерильный побег, вид со спинной стороны; *2* — стерильный побег, вид сбоку; *3* — стерильные листья; *4* — окончание лопасти листа; *5* — клетки в середине листа; *6* — поперечный срез стебля. Масштабные линейки: *a* — 1 мм (для *1* и *2*), *b* — 1 мм (для *3*), *c* — 100 мкм (для *4* и *5*), *d* — 300 мкм (для *6*) (Россия. Северная Камчатка. Верховья р. Палана, район Паланских горячих источников, долина ручья Ключевого, 11 VII 2003, В. А. Бакалин, KPABG).

Ранее *Schofieldia monticola* считался эндемиком западной части Северной Америки (Godfrey, 1976) и был известен из нескольких точек в США (штат Вашингтон) и Канаде (Британская Колумбия). Настоящая находка является первой в Евразии и в Восточном полушарии в целом. На Камчатку мог попасть по суше, передвигаясь «step by step» во время существования берингийского моста. Если принять эту точку зрения, то велика вероятность его обнаружения в Корякском нагорье и горах Чукотки. Кроме того, вид может быть обнаружен в других горных районах п-ова Камчатки.

Учитывая камчатское нахождение, представление об ареале вида и рода в целом существенно изменилось и, по-видимому, правильнее охарактеризовать его распространение как горное северопацифическое, хотя, возможно, что определяющим фактором здесь является наличие не гор, а тундр, и если так, вид может быть арктомонтанным северопацифическим.

Schofieldia — монотипный род, содержащий единственный вид — *S. monticola*, который по внешнему облику (мясистый стебель и слегка волнистые листья) сходен с некоторыми представителями сем. *Lophoziaceae* (в частности, *Schistochilopsis* (N. Kitag.) Konstantinova), но большинство его таксономически важных признаков свидетельствует о принадлежности рода к *Cephaloziaceae*.[3] В пользу этого говорит: 1) отсутствие масляных телец; 2) зеленые сферические до эллипсоидальных выводковые почки; 3) редуцированная ножка коробочки, образованная 8 рядами наружных и 4 рядами внутренних клеток; 4) 2- или 2—3-слойная стенка коробочки, с четким двухфазным развитием эпидермальных клеток, при котором узловатые утолщения развиваются, как правило, только на одной из продольных стенок (*Lophoziaceae* характеризуется отсутствием двухфазного развития наружного слоя стенки коробочки).

Schofieldia отличается о других таксонов *Cephaloziaceae* s. str. более крупными размерами и внешним обликом, что позволяет дифференцировать род уже во время сбора. Кроме этих количественных характеристик обнаруживаются и другие более мелкие, но таксономически важные признаки. Во-первых, *Schofieldia* свойственно терминальное вильчатое ветвление типа *Frullania*, которое не встречается у других представителей *Cephaloziaceae*, за исключением *Pleurocladula* Grolle. Поверхностные клетки стебля сходны с внутренними, что не свойственно большинству таксонов *Cephaloziaceae*. Двухслойные в основании листья также неизвестны у других таксонов *Cephaloziaceae*. Не характерны для представителей *Cephaloziaceae* и развивающиеся у *Schofieldia* трехлопастные листья. Специфична также форма амфигастриев (амфигастрии встречаются у различных представителей *Cephaloziaceae*, но ни у каких родов не обнаружены лопатковидные образования, встречающиеся у *Schofieldia*).

Cryptocoleopsis imbricata Amakawa 1959. J. Hattori Bot. Lab. 21 : 274

Растения серо-зеленоватые до беловато-зеленых и буровато-желтых или оливковые, ближе к верхушке часто беловатые, в компактных куртинках, часто с небольшой примесью других печеночников. Побеги состоят из верхней облиственной и нижней безлистной столонообразной частей; облиственные участки сжаты в спинно-брюшном направлении, слегка булавовидные и густо облиственные, 3—5 мм дл. и 0.75—1.0 мм шир.; безлистные участки 2—8 мм дл. Стебель неясно буровато-желтоватый или почти бесцветный, простой или ветвящийся, ветвление брюшное интеркалярное; на поперечном срезе (160)170—220 мкм в диам., с 1—2 слоями толстостенных коровых клеток, которые на поперечном срезе закругленные, около 30 мкм в диам. или неправильно овальные, (13)15—25 × × 20—45 мкм, к середине неправильной формы, 13—19 мкм в диам. Ризоиды хорошо развиты на безлистых участках побегов, образуют густой покров или сплетаются в отдельные спутанные пучки, бесцветные до желтовато-буроватых. Листья плотные, обычно черепитчато налегающие или, реже, расставленные, почти поперечно прикрепленные, чашевидные, цельные, округлые, овальные до почти яйцевидных, 0.45—0.65 мм дл. и 0.4—0.6 мм шир., цельнокрайные. Клетки листьев с более или менее тонкими стенками, в середине 17—22 × 22—36 мкм, к основанию более длинные, до 45(55) мкм; по краю листа (11)18—22 × (22)24—30 мкм, обычно обесцвеченные, но не разрушающиеся; угловые утолщения клеточных стенок крупные, по краю листа нередко сливающиеся. Кутикула в средней части листа гладкая, по краю тонко папиллозная. Масляные тельца по 2(3) в клетке, овальные, 4—6 × 7—9 мкм, тонкозернистые. Амфигастрии отсутствуют. Выводковые почки неизвестны.

---

[3] Детально положение *Schofieldia* в системе *Cephaloziaceae* обсуждено в работе Schuster (1995).

Двудомные. Андроцеи закладываются на верхушке, при отрастании побега становятся интеркалярными, в нескольких парах (до 4—5), антеридиальные покровные листья сходны по форме с обычными, но более рыхло расположены; антеридии по 1—2 в пазухах листа, сферические, с 2-рядной ножкой. Гинецеи на верхушке крупных облиственных частей побегов. Периантий отсутствует. Стеблевой перигиний явственный, короткий, наклоненный под углом около 30°, с ризоидами на брюшной стороне. Архегониальные листья в 3 или более парах, значительно более крупные, чем стеблевые; 3 верхушечные пары формируют «головку» вокруг архегониев, вкладываясь тесно один в другой; листья внутренней пары относительно мелкие, с зубчатым краем. [Развивающийся спорофит окружен калиптральным перигинием с неоплодотворенными архегониями на поверхности. Ножка спорофита короткая, на поперечном срезе из нескольких рядов клеток, 6—7 клеток в диам., с наружными клетками в 17 рядах; коробочка с двухслойной стенкой. Споры красновато-бурые, 15 мкм в диам., тонко папиллозные. Элатеры 6 мкм толщ., двуспиральные] (рис. 2, 3).

Изученные образцы: Россия. Центральная Камчатка. 55°45′ с. ш., 157°52′ в. д. Восточный склон вулкана, Ичинская сопка, верховья ручья Большой (Туннельный). Пояс гольцовых пустынь, 2200 м над ур. м., в расщелинах валунов, по берегу ручейка, текущего от ледника, в непосредственной близости от глыб льда, 28 VIII 2001, В. А. Бакалин (KPABG, дубликат LE); окр. с. Эссо. 55°55′ с. ш., 158°40′ в. д. Тупикин ключ (6 км от моста через р. Быструю на юг, пояс горных тундр, 1000 м над ур. м., в русле временного водотока в нивальной печеночниковой группировке, развитой на каменистой россыпи, почти полностью перекрытой тонкозернистым вулканическим пеплом, на влажном мелкоземе), 10 IX 2003, В. А. Бакалин (KPABG, дубликат LE). Южная Камчатка 52°50′ с. ш., 157°40′ в. д. Район Апачинских горячих источников (бассейн нижнего течения р. Шикова), Плоский хр., крупнокаменистая россыпь на западном склоне, в распадке, занятом тундровой растительностью, в расщелинах крупных валунов, 600 м над ур. м., 08 VI 2003, В. А. Бакалин (KPABG, дубликат LE).

О печеночниках — спутниках *Cryptocoleopsis imbricata* можно судить лишь по камчатским образцам, поскольку Amakawa (1959) не указывает видов сопутствующих японским материалам. Обычно *C. imbricata* образует чистые куртинки, и примесь других видов обнаруживается лишь по краю. Наиболее часто вместе с ним произрастает *Anthelia juratzkana* (Limpr.) Trevis (найдена в 2 образцах) и однажды встречен *Diplophyllum taxifolium* (Wahlenb.) Dumort. 1 образец вообще не содержит примеси других печеночников.

В Японии вид произрастает на влажных кислых по составу андезитовых скалах или в их расщелинах. Автор описания (Amakawa, 1959) не указывает поясной принадлежности изученных им образцов. Однако, учитывая высоту местности (1400—2100 м над ур. м.), скорее всего, они собраны в альпийском и субальпийском поясах. На Камчатке его экологические требования сходны. Вид обнаружен в тундровом поясе, причем практически на всей ее высотной протяженности: от нижней границы в горном распадке, на высоте 600 м над ур. м., до верхнего пре-

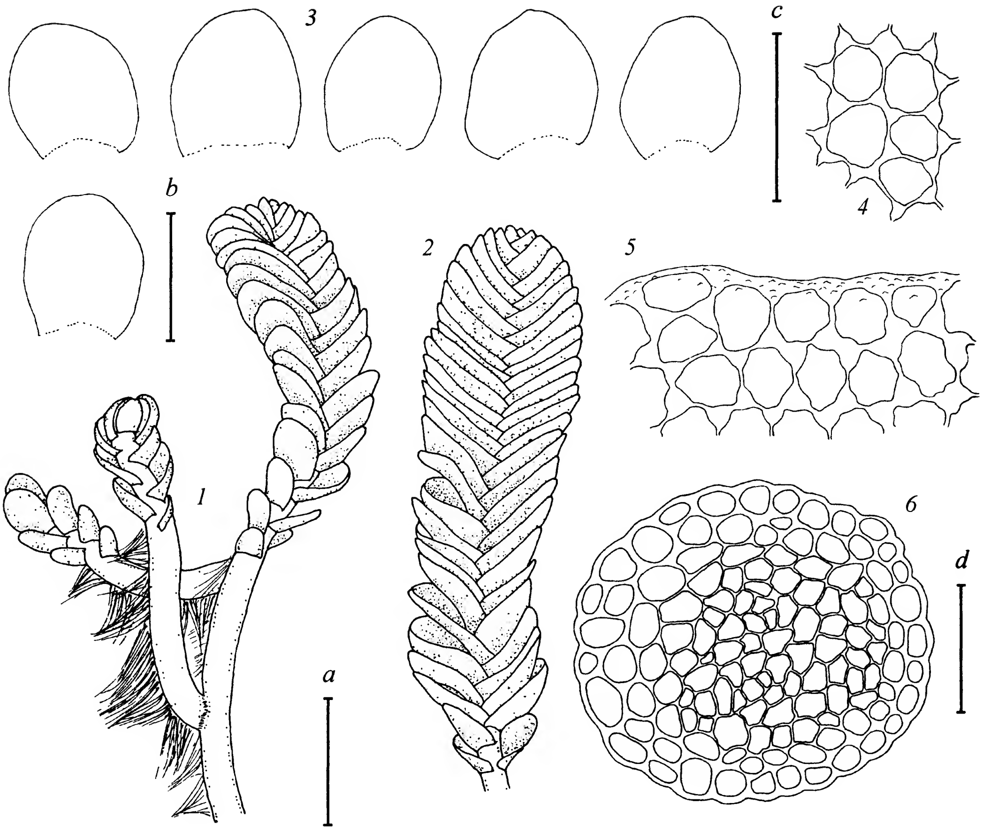

Рис. 2. *Cryptocoleopsis imbricata* Amakawa.

1 — ветвящийся побег с безлистными участками; *2* — облиственный участок хорошо развитого побега; *3* — листья стерильного побега; *4* — клетки в середине листа; *5* — клетки края листа; *6* — поперечный срез стебля. Масштабные линейки: *a* — 1 мм (для *1* и *2*), *b* — 500 мкм (для *3*), *c* — 50 мкм (для *4* и *5*), *d* — 100 мкм (для *6*) (Россия. Центральная Камчатка. Восточный склон вулкана Ичинская сопка, верховья ручья Большой (Туннельный), 28 VIII 2001, В. А. Бакалин, KPABG).

дела растительности — в зоне перехода арктических тундр к гольцовым пустыням (2200 м над ур. м.). Дважды он отмечен на скалах и один раз на мелкоземе в нивальной группировке. Все образцы собраны в условиях пониженного освещения: либо в небольших трещинах каменистого субстрата обращенных на север, либо (окрестности с. Эссо) под склоном почти отвесной стенки, также северной экспозиции. Важным дополнением, расширяющим представления об экологических требованиях вида, является его нахождение на тонкозернистом вулканическом пепле в районе с. Эссо, характеризующимся, как правило, кислой реакцией.

Экология *Cryptocoleopsis imbricata* на Камчатке дает основания полагать, что основным условием его развития является отсутствие конкуренции с другими видами мохообразных, а не климатические и эдафические требования к условиям произрастания. Так, на Плоском хр. он был найден в начале июня на уже открывшихся из под снега валунах (что для гористой местности Камчатки очень рано). В то же время на вулкане Ичинская сопка он был собран в поясе гольцовых пустынь в конце августа в ущелье в непосредственной близости от тающих глыб льда (расстояние до льда составляло около 20 см). Учитывая скорость таяния льда на такой высоте (более 2000 м над ур. м.), можно предположить, что местонахождение вида

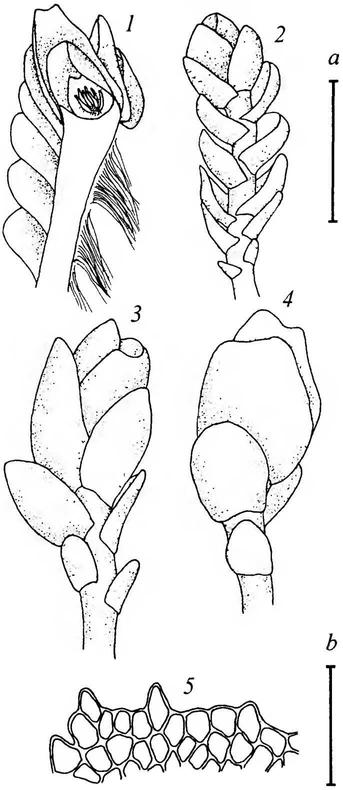

Рис. 3. *Cryptocoleopsis imbricata* Amakawa.

1 — продольный срез побега с архегониями; *2* — антеридиальное растение; *3* — растение с гинецеем, вид со спинной стороны; *4* — растение с гинецеем, вид сбоку; *5* — край архегониального листа. Масштабные линейки: *a* — 1 мм (для *1—4*), *b* — 100 мкм (для *5*) (Россия. Центральная Камчатка. Окрестности села Эссо, Тупикин ключ (6 км от моста через р. Быструю на юг), 10 IX 2003, В. А. Бакалин, KPABG).

было покрыто льдом еще 2—3 недели назад. А уже через 3 (!) дня это ущелье (как и вообще склоны гор, превышающие 1800 м над ур. м.) было покрыто постоянным снежным покровом, лежащим до следующего лета. Таким образом, вегетационный сезон этой популяции составил около 3 недель.

Находки *Cryptocoleopsis imbricata* на п-ове Камчатка в корне изменяют представление об ареале этого монотипного рода. Ранее он был известен только из 2 точек на о-ве Хоккайдо (Япония): залив Rishiri и горы Daisetsu и считался эндемиком Японии (Amakawa, 1959). Нынешние находки отстоят от ранее известной (японской) части ареала вида более чем на 1500 км в северо-восточном направлении или на 12° севернее по широте. Скорее всего, ареал вида (и рода) можно охарактеризовать как горный западно-пацифический. Вряд ли находки на Камчатке представляют собой результат случайного заноса, поскольку крайние точки его нахождения здесь отстоят друг от друга приблизительно на 350 км. Скорее всего, связь между популяциями Камчатки и Японии осуществлялась (а может быть и осуществляется) через гористые острова Курильской гряды, где вероятно нахождение этого вида.

Cryptocoleopsis imbricata всегда встречался в незначительных количествах. Попытки найти его поблизости от мест сбора не приводят к желаемым результатам. В этом смысле характер произрастания отчасти сходен с *Haplomitrium hoo-*

keri (Sm.) Nees, который также обнаруживается всегда в крайне незначительных количествах. Возможно, это объясняется тем, что мы наблюдаем остаточный ареал *Cryptocoleopsis imbricata*, ныне исчезающего вида, обладавшего ранее более широким распространением и большей массовостью.

Местонахождения рода *Cryptocoleopsis* на Камчатке находятся в относительной близости от известных местонахождений наиболее эволюционно близкого ему рода *Cryptocolea* R. M. Schust., единственный вид которого — *C. imbricata* R. M. Schust., распространенный в арктических и субарктических областях, недавно был найден на хр. Сунтар-Хаята в Восточной Якутии (Софронова, Потемкин, 2000), т. е. значительно ближе, чем японские нахождения *Cryptocoleopsis*. Фактически оба рода оказались в положении викарирующих. Отсутствие точных данных о современном распространении обоих родов и палеоботанических свидетельств их былой географии пока не позволяет говорить о характере их эволюционно-территориальных взаимоотношений, но представляет интересную проблему для обсуждения в будущем.

Род *Cryptocoleopsis* отличается от *Cryptocolea* побегами, сжатыми в спинно-брюшном направлении, наклоненным стеблевым перигинием, полностью редуцированным периантием, наличием калиптрального перигиния формирующегося с несколькими неоплодотворенными архегониями на поверхности и острозубчатыми краями листьев двух ближайших к архегониям пар (против листьев со слизевыми сосочками).

Вместе с тем габитуально *Cryptocoleopsis* часто напоминает виды *Gymnomitrion* Corda. Когда я впервые собрал этот вид в стерильном состоянии, то принял его за *Gymnomitrion* с цельными листьями и даже предполагал описать его как новый для науки. Однако профессор J. Vana (Чехия), изучив мой материал, пришел к выводу об идентичности образца с уже описанным Amakawa (1959) *Cryptocoleopsis imbricata*. Внешнее сходство растений с представителями *Gymnomitrion* настолько велико, что моя попытка трактовки вида как представителя этого рода не исключительна. Так, Vana (pers. comm.) сообщил мне, что, по его мнению, описанный N. Kitagawa (1963) *G. integerrimum* N. Kitag. также представляет собой *Cryptocoleopsis imbricata*. Всего же в роде *Gymnomitrion* было известно 2 вида с цельными листьями. Это уже упомянутый *G. integerrimum* и *G. noguchianum* S. Hatt. Оба они известны в стерильном состоянии и, как указывает R. M. Schuster (1974), необходимо тщательно изучить их связи с сем. *Jungermanniaceae*. Нельзя считать вопрос об их принадлежности к *Gymnomitriaceae* окончательно решенным до нахождения этих видов с репродуктивными органами.

Cryptocoleopsis imbricata отличается от *G. noguchianum* (см. Kitagawa, 1963) более крупными размерами побегов (0.75—1.0 мм шир., против 0.25—0.4 мм), крупными, по краю листа почти сливающимися утолщениями стенок в углах клеток, тонко папиллозной кутикулой по краю листа, более крупными клетками в середине листа, достигающими 17—26 × 28—36 мкм (против 13—16 × 16—22 мкм).

Кроме типичных, «гимномитриоидных», дорсивентрально уплощенных фенотипов *Cryptocoleopsis imbricata* развивает также латерально уплощенные, напоминающие виды рода *Prasanthus*, и рыхлооблиственные, напоминающие виды *Solenostoma*, фенотипы. Оба последних рода не образуют характерных для *Cryptocoleopsis* калиптрального перигиния и острозубчатых, вложенных один в другой листьев, окружающих гинецей. Кроме того, *Solenostoma* характеризуется наличием периантия (отсутствующего у *Cryptocoleopsis*), значительно более мелкими угловыми утолщениями клеточных стенок стерильных листьев и гладкой кутикулой по краю листа. *Prasanthus* отличается от *Cryptocoleopsis* также выемчатыми (или часто разрушающимися) на верхушке стерильными листьями и наличием рудиментарного покровного амфигастрия.

В заключение можно сказать, что *Cryptocoleopsis imbricata* и *Schofieldia monticola* — хорошо различимые (даже в поле), но малоизвестные виды, которые в дальнейшем, по-видимому, будут найдены в горах Берингийского сектора российского Дальнего Востока.

Благодарности

Автор признателен доктору биологических наук Н. А. Константиновой (ПАБСИ Кольского НЦ РАН) за просмотр образца *Schofieldia monticola*, профессору J. Vana (Прага) за определение образца *Cryptocoleopsis imbricata* из Центральной Камчатки и кандидату биологических наук В. П. Ветровой (Камчатский филиал ТИГ ДВО РАН) за помощь при проведении полевых исследований и критические комментарии, высказанные при написании статьи. Выражаю признательность доктору биологических наук А. Д. Потемкину (БИН РАН) за внимательное прочтение рукописи и ценные замечания, сделанные на стадии редакционной подготовки.

Работа частично поддержана Российским фондом фундаментальных исследований проект (№ 03-04-49304) и Фондом содействия отечественной науке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Софронова Е. В., Потемкин А. Д. К флоре печеночников Якутии: Новые и малоизвестные для России виды // Arctoa. 2000. Т. 9. С. 133—144.

Amakawa T. Family *Jungermanniaceae* of Japan. I // J. Hattori Bot. Lab. Vol. 21. P. 248—291.

Godfrey J. D. Schofieldia, a new hepatic from the Pacific Northwest // Bryologist. 1976. Vol. 79. P. 314—320.

Kitagawa N. A revision of the family *Marsupellaceae* of Japan // J. Hattori Bot. Lab. 1963. Vol. 26. P. 76—116.

Schuster R. M. The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America east of the hundredth meridian. New York—London, 1974. Vol. 79. N 3. 880 p.

Schuster R. M. Notes on nearctic *Hepaticae*. XX. On *Schofieldia* and evolution in the *Cephalozioideae* // Fragm. Flor. Geobot. 1995. Ann. 40. Pars. 1. P. 39—46.

SUMMARY

The first records in Russia of *Schofieldia monticola* Godfrey and *Cryptocoleopsis imbricata* Amakawa (*Hepaticae*) are made from Kamchatka Peninsula. Data on the species morphology, ecology, distribution and distinctive characters as well as their illustrations are provided. The records of *Schofieldia* and *Cryptocoleopsis* in Kamchatka allow to extend considerably the knowledge on their ranges.

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 58 (091)

© Г. А. Фирсов, В. Т. Ярмишко

НИКОЛАЙ ЕВГЕНЬЕВИЧ БУЛЫГИН КАК ДЕНДРОЛОГ И ФЕНОЛОГ

G. A. FIRSOV, V. T. YARMISHKO. NIKOLAY EVGENIEVICH BULYGIN AS DENDROLOGIST AND PHENOLOGIST

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: gennady_firsov@mail.ru
Поступила 23.09.2004

12 августа 2004 г. исполнилось 80 лет со дня рождения известного российского ботаника, фенолога и дендролога Н. Е. Булыгина. Еще при жизни Н. Е. была опубликована статья В. Т. Ярмишко (1999) к 75-летию со дня его рождения. Г. А. Фирсовым (2004) написана статья, посвященная памяти Н. Е., безвременно скончавшегося 22 мая 2002 г. В настоящей статье мы хотим дополнить наши воспоминания, подробнее проанализировать его научную и педагогическую деятельность и привести более полный список его опубликованных работ.

Работая над своей кандидатской диссертацией, Н. Е. сформировался как дендролог и фенолог, что определило круг его интересов и дальнейшие направления активной научной деятельности. Исследование было выполнено под руководством Сергея Яковлевича Соколова, заведующего Ботаническим садом БИН им. В. Л. Комарова РАН, организатора и главного редактора фундаментальной монографии в 6 томах «Деревья и кустарники СССР» (1949—1962). Собирать материал Н. Е. стал с 1954 г., когда получил приглашение преподавать дендрологию на кафедре ботаники и дендрологии Лесотехнической академии (ЛТА). Диссертация была успешно защищена в 1965 г. Н. Е. изучал морфологию побегов интродуцированных и местных видов деревьев и кустарников. Для многих видов были изучены периоды заложения цветков и установлена связь между ними и временем цветения. По срокам заложения цветков были выделены 4 группы видов. Изучены разновременность в сроках заложения соцветий и цветков в пределах кроны, температурный и световой режим во время образования зачаточных репродуктивных органов, зависимость сроков их образования от географического происхождения древесных растений, зимостойкости, структуры вегетативных и цветоносных побегов от температуры воздуха; установлены фазы-индикаторы периодов образования зачатков цветков в почках. Детально изучены половые типы цветков разных видов рода клена, типы цветоносных побегов и степень их специализации, особенности расположения репродуктивных почек на побегах в кроне деревьев. Уже тогда Н. Е. стал применять методы не только обычной классической, но и микрофенологии. Он стал разрабатывать свою собственную программу фенонаблюдений и методику диагностики фенологических фаз. В середине 1970-х годов Н. Е. вошел в авторский коллектив по разработке единой программы и методики фенологических наблюдений в ботанических садах СССР.

Первые публикации за 1961—1965 гг. были посвящены изучению влияния метеорологических факторов на цветение и плодоношение древесных растений, влияния отдельных зим и лет на растения, особенностей зимнего покоя, биологии определенных видов с целью внедрения их в озеленение города. В конце 1960—начале 1970-х годов вышли в свет работы об использовании математических методов в обработке материалов наблюдений, о фенопрогнозировании и закономерностях погодичного распределения фенодат.

С первых лет своей научной деятельности, с начала 1950-х годов, Н. Е. стал проводить фенологические наблюдения, вначале в арборетуме и парке ЛТА, затем расширив круг наблюдений в других садах и парках города и области. За 5 десятилетий он накопил уникальные фенологические ряды, которые он сам и обработал. Заметим, что так бывает далеко не всегда. Часто случается, что ведут наблюдения одни, а обрабатывают другие, или эти данные вообще остаются необработанными и пропадают для науки. По мере накопления собственных многолетних фенологических данных Н. Е. освоил и надежно применял методы математической статистики. В течение многих лет он проводил совместные исследования с сотрудниками кафедры высшей математики ЛТА. Становлению Н. Е. как фенолога в значительной степени способствовал тот факт, что ботанический сад ЛТА является одним из старейших в мире фенологических опорных пунктов, где наблюдения проводятся непрерывно с 1829 г. Благоприятным моментом было и то, что именно в Санкт-Петербурге имеются наиболее длительные, с середины XVIII в., ряды метеорологических данных.

Научные публикации в области фенологии принесли Н. Е. широкую известность. Этому способствовали многочисленные научные доклады и популяризаторская деятельность. В своих пособиях для студентов лесохозяйственного факультета, издаваемых в «Трудах» Лесотехнической академии, Н. Е. давал подробные и понятные разъяснения, как регистрировать основные фенофазы сезонного ритма развития растений. Методика в значительной степени разработана самим же автором. Н. Е. изучал феноклиматическую неоднородность такого крупного мегаполиса, каким является Санкт-Петербург. Его данные важны для фенологического и дендрологического районирования территории Северо-Запада России. По своим оригинальным и уникальным по длительности данным Н. Е. составлял основные показатели динамики сезонного развития древесных растений местной флоры и интродуцентов, как зимнеголых, так и вечнозеленых под Санкт-Петербургом во второй половине XX в. Была проведена большая работа по сравнению сроков наступления фенофаз в Ленинграде и других стационарах России и бывшего СССР. Так, по сравнению с Амурской обл. в Ленинграде наблюдаются более раннее начало и более позднее завершение вегетации дальневосточных видов. Календарная же последовательность времени наступления одноименных фенофаз у разных видов в Ленинграде и на Дальнем Востоке устойчиво сохраняется. Н. Е. выписывал в Географическом обществе феноматериалы и подробно анализировал сходство и различие фенодат по разным регионам Советского Союза, разным сезонам, городам и пунктам наблюдений. Он изучал географическую изменчивость времен года на Европейской территории СССР. Исследовались скорость фронта фенопроцессов, географическая амплитуда, градиенты наибольшей стабильности. Н. Е. вел переписку с членами добровольной фенологической сети Географического общества. Остались письма к нему: «...Читаю ваше письмо о разработке научной темы о долгосрочных прогнозах погоды от 1987 года. Высылаю вам свой материал по изучению погоды по Челябинской зоне метеонаблюдений... Надеюсь, Ваши выводы высветят конкретные идеи о прогнозе погоды хотя бы для Урала...».

Н. Е. разработал календарь природы Северо-Запада России, строго аргументированный биологически, географически и математически. Такой календарь позволяет на основе предшествующих фенофаз предугадать их последующее прохождение. Для этого он математически обработал 30-летние данные своих наблюдений за 1950—1980 гг. Он выделил 4 сезона года, 13 подсезонов и 22 феноэтапа. Как отметил проф. А. А. Яценко-Хмелевский (1984, с. 122), резюмируя вклад Н. Е. в развитие фенологии, «такая „новая фенология”, оснащенная математическим аппаратом и увязанная с физиологией растений, определяя значительное число аспектов рационального использования растительного покрова Земли, может и должна сыграть серьезную роль в решении очень многих вопросов его изучения и охраны».

Н. Е. уделял большое внимание не только научной, но и народной фенологии, подчеркивая перед студентами разницу между этими понятиями: народная фенология игнорирует математическое обеспечение, научная — целиком построена на нем. Он заботливо выписывал народные приметы и прогнозы и их проверял. Так, например, он проверил одну из популярных народных примет: «На рябину урожай — жди суровой зимы». Хотя это далеко не всегда так, тем не менее, в Ленинградской обл. после урожайных лет на рябину в 53 % случаев зима действительно оказывалась холоднее обычного, а на долю аномально холодных январей даже приходится 65 % лет (вспомним обильный урожай рябины осенью 2002 г. и последующую суровую зиму, какой не было 16 лет после аномально холодной зимы 1986—1987 гг.). Н. Е. публиковал фенологические заметки в местной прессе и выступал по радио, где объяснял важные фенологические приметы, рассказывал о состоянии природы и особенностях погоды, прогнозе наступления сезонных явлений, тенденциях в изменении климата, ходе текущих явлений на фоне их среднемноголетних значений, процессах в мире растений и животных в тот или иной месяц года, сезонных работах на садовом участке. Так, в «заметках фенолога» в марте 1996 г. Н. Е. предвидел большой паводок предлагал подумать о том, что, где и как предстоит спасать от грядущего весеннего половодья. Н. Е., уделяя внимание и прикладной фенологии, составил средний многолетний календарь цветения медоносных растений Ленинградской обл. и основных сезонных явлений в жизни пчел. Н. Е. занимался и историей развития фенологии. Совместно с Г. А. Фирсовым был проанализирован первый в Европе фенологический календарь Карла Линнея и сопоставлен с современным, разработанным им календарем природы Северо-Запада России. Н. Е. сравнивал свои данные с показателями сезонного ритма тех же видов древесных в Германии, Скандинавских и других странах.

Еще в 1970-е годы Н. Е. стал писать о потеплении климата и о его влиянии на древесные растения. Сочетание выявленных климатической и фенологической тенденций в последнюю четверть XX в. определило тот уровень ритмо-адаптивных связей, который обеспечил повышение зимостойкости многих термофильных и в прошлом считавшихся непригодными для культуры под Ленинградом интродуцированных видов. В те же годы была начата большая работа по изучению дендрофлоры ряда городов Ленинградской обл., Северо-Запада РСФСР и Европейской территории СССР.

Будучи директором Ботанического сада ЛТА, Н. Е. способствовал внедрению редких древесных интродуцентов в городские зеленые насаждения. Он изучал обилие цветения и урожайность плодов красивоцветущих деревьев и кустарников в районе Ленинграда. В его архивах сохранилась ведомость начала 1980-х годов, где приводится более 200 шт. деревьев и кустарников (береза бумажная, бархат сахалинский, рододендроны кэтевбинский и желтый, орех серый, дуб красный и др.), переданных в ЦПКиО им. С. М. Кирова, трест садово-паркового хозяйства Калининского р-на, садоводство Лесотехнической академии, Ленинградский областной военный комиссариат, парк 30-летия ВЛКСМ и другие организации. Н. Е. неоднократно составлял и уточнял список древесных растений в насаждениях общего пользования в Ленинграде за разные годы. Результаты в дальнейшем отражены в депонированной монографии «Дендрологические фонды садов и парков Ленинграда» (совместно с О. А. Связевой и Г. А. Фирсовым) и различных статьях и докладах. Коллекции ботанического сада ЛТА уделялось особое внимание в течение всей его жизни. Он был инициатором закладки ряда арборетумов в Ленинградской обл. и разрабатывал рекомендации по развитию питомнического хозяйства. Для обеспечения потребностей лесного и лесопаркового хозяйства и озеленительных организаций рекомендовал проведение специальных исследований по плодоношению и семеноведению интродуцентов, разработке агротехники их выращивания. На протяжении всей своей деятельности Н. Е. постоянно проводил экскурсии и учебные занятия по парку и дендросаду ЛТА для студентов лесохозяйственного факультета, учащихся техникума и ПТУ зеленого строительства, коллег из других ботанических садов и зарубежных делегаций.

В 1980-е годы Н. Е. стал разрабатывать принципы индикации и предложил оригинальную систему детальной феноиндикации структуры годичного цикла развития ландшафтов, кроме того исследовал корреляционные связи между дендрофеноиндикаторами и последующей теплообеспеченностью вегетационного сезона, показывал фенологические тенденции и их биоэкологическую обусловленность. Возможность через систему феноиндикации контролировать цикличность биоклиматических ситуаций, обусловливающих ритмоадаптивные связи, а в перспективе прогнозировать эти ситуации — одно из важнейших преимуществ этой системы и использования фенологии в теории и практике интродукции древесных растений. Он занимался хоздоговорной темой «Анализ пространственно-временны́х взаимосвязей между сезонными изменениями атмосферы и фитогеосферы, разработка методов прогноза короткопериодных колебаний климата на основе использования фитофенологической информации». Появились совместные статьи с Г. А. Фирсовым о биологических особенностях интродуцированных в Ленинграде кленов и с Н. В. Ловелиусом о возможности использования метода дендроиндикации в интродукции растений. На Дендрологическом конгрессе социалистических стран Н. Е. в 1982 г. впервые ввел в научную терминологию понятие биоклиматической цикличности (БКЦ) и в дальнейшем развивал это направление. Наиболее отчетливо БКЦ выражается при сопоставлении двух альтернативных биоклиматических циклов — раннетеплых и позднехолодных, индикаторами которых служат даты начала «пыления» ольхи серой или сокодвижения березы. Вместе с В. Н. Комаровой и Г. А. Фирсовым подведены основные итоги интродукции хвойных на Северо-Западе России. Н. Е. всесторонне изучал зимостойкость как основной фактор успешности интродукции в подзоне южной тайги. Он применял разработанную им самим шкалу зимостойкости и учитывал другие существующие шкалы. Была усовершенствована и дополнена известная биоэкологическая группировка Э. Л. Вольфа, основанная на результатах многолетней оценки повреждаемости морозами древесных растений. Это позволило сравнительно простыми визуальными методами сделать полевую оценку обмерзания для всей или большей части дендроколлекции после каждой зимы. Воздействие зимы на древесные растения по-своему неповторимо из-за разного соотношения температуры воздуха и осадков, амплитуды зимних температур, разного уровня падения температуры зимой до абсолютно минимальных значений, погодичных колебаний высоты снежного покрова, различной глубины промерзания почвы, особенностей ветрового режима и т. п. Поэтому очень важны непрерывные и длительные наблюдения, которые Н. Е. проводил сам и со своими учениками. Он изучал также динамику весенних и осенних заморозков в Ленинграде и связь их с фенофазами сезонного развития древесных растений.

Н. Е. был известен научной общественности своими докладами, вызывавшими значительный интерес. При подготовке к одному из них («Фенологический биоритм и зимостойкость древесных растений») Н. Е. отмечал, что им за период с 1950 по 1983 г. проанализирована динамика наступления основных фенофаз и ежегодная повреждаемость морозами у древесных растений 1188 биотипов 809 видов, относящихся к 139 родам 53 семейств. Выяснено, что универсальной феноиндикацией (связь между сроками наступления фенофаз и повреждаемостью морозами) обладает фаза массового окончания роста побегов, характеризующаяся максимальной амплитудой фенодат и минимальным их перекрытием во времени у зимостойких и незимостойких видов. Зная сопряженность ее динамики с феноэтапами года, можно прогнозировать повреждаемость растений морозами в критических биоклиматических ситуациях. Н. Е. показал, что биологический ритм растений в целом может служить надежным интегральным показателем уровней адаптации к внешней среде, к сезонным изменениям климатических и связанных с ними других экологических условий.

Значителен вклад Н. Е. в подготовку кадров для лесного и лесопаркового хозяйства, озеленения городов и населенных мест. О любви и уважении к нему свидетельствуют сохранившиеся приглашения на встречи выпускников лесохозяйственного факультета разных лет. Н. Е. разработал и опубликовал ряд программ, учебных планов, а также учебных пособий. В своих лекциях он использовал самые современные данные, а также материалы своих собственных исследований.

Был разработан оригинальный пакет домашних заданий по решению фенологических упражнений для студентов. Материалы исследований Н. Е. широко использовались коллегами в учебном процессе на лесохозяйственном факультете при чтении лекций, проведении лабораторных занятий и учебных практик по курсам дендрологии, экологической и декоративной дендрологии, экологии древесных растений, лесных культур, лесной селекции и семеноводства, лесозащиты. Они применялись и при создании учебно-экспериментальных объектов интродуцентов в арборетуме ЛТА и учебно-опытных лесхозах академии. Н. Е. постоянно привлекал студентов и дипломников к проведению интродукционных исследований и оценке их результатов. Он умел привить любовь и вкус к науке, предлагая интересные темы курсовых работ и дипломных проектов.

В учебнике «Дендрология» (1-е издание — 1985 г., 2-е издание — 1991 г.) рассмотрены основные вопросы биологии и экологии древесных растений. 3-е издание, значительно переработанное и расширенное, в соавторстве с В. Т. Ярмишко, опубликовано в 2000 г. Значительное внимание в нем уделяется видам-образователям лесов России. Подробно освещены вопросы экологии древесных растений, написаны отдельные главы об основах учения о растительном покрове и жизненных формах древесных растений. Большое место отведено основам дендроиндикации, т. е. оценке состояния и изменения окружающей среды с помощью древесных растений. Учебник содержит богатый справочный и иллюстративный материал, включая карты ареалов и оригинальные сводки по фенологии.

Напряженно и творчески работал Н. Е. и в 1990-е годы, вплоть до последних дней своей жизни. Читались лекции, проводились лабораторные занятия и учебная практика по дендрологии и основам фенологии, ботанике, а с 1996—1997 учебного года — биологии развития и экологии древесных растений и по фенологической индикации и прогнозированию. Осуществлялось руководство производственной практикой и дипломным проектированием с подготовкой бакалавров и инженеров. Оказывались консультации для абитуриентов и принимались экзамены по биологии. Н. Е. участвовал в работе государственной экзаменационной комиссии по защите дипломных проектов. В этот же период он проводил большую методическую работу. Вместе с коллегами кафедры и факультета подготовлено пособие по биологии для абитуриентов, поступающих на лесохозяйственный факультет, и разработана программа курса «Биология». Н. Е. принял участие в разработке новой программы курса «Дендрология» для высших учебных заведений с целью подготовки дипломированных специалистов по направлению «Лесное хозяйство и ландшафтное строительство». Подготовлены методические указания по дипломному проектированию по ботанике и дендрологии для студентов очного и заочного обучения. Разработана учебно-методическая документация для открытия магистратуры по специальности «Лесная ботаника». Разработана программа и методика преподавания новых курсов «Основы фенологии», «Биология развития и экология древесных растений», «Фенологическая индикация и прогнозирование». В 1992—1996 гг. Н. Е. являлся научным руководителем специальной школьной программы «Экология и природопользование на Карельском перешейке» в средней школе № 466 Курортного р-на Санкт-Петербурга. Преподавателями факультета с активным участием Н. Е. было подготовлено 13 программ специальных дисциплин, учебные планы и другая учебно-методическая документация. Непосредственно Н. Е. подготовлены два школьных учебных пособия: «Растительные ресурсы леса» и «Основы фенологии». В 1997 г. Н. Е. разработал программу эллективного курса «Основы фенологии и феноиндикации» для студентов 2-го курса лесохозяйственного факультета. В 1997 г. в соавторстве с О. А. Связевой он опубликовал статью о своем учителе С. Я. Соколове (к 100-летию со дня его рождения). Писались рецензии на многочисленные статьи и монографии, диссертации.

Кроме преподавательской и научно-методической, Н. Е. вел активную научно-исследовательскую работу. Так, в 1993 г. он являлся руководителем темы «Мониторинг состояния лесных культурфитоценозов в условиях высоких техногенных нагрузок на примере Ботанического сада Санкт-Петербургской лесотехнической академии». В 1997 г. он являлся руководителем шести госбюджетных тем, выполняемых на кафедре ботаники и дендрологии. Для кафедры научное направление по изучению биологической ритмики отдельных видов и фитоценозов, феноиндикации и прогнозирования является традиционным, а начиная с 1996 г. отражается в кафедральных отчетах ежегодно. Основываясь на дате начала роста побегов, продолжительности их роста и продолжительности периода вегетации, Н. Е. разработал интегральный показатель, названный им «коэффициентом фенологической адаптации». С учетом среднемноголетних температурных показателей вегетирования Н. Е. предложил «фенологический показатель теплолюбия». Он делал многократную проверку оправдываемости долгосрочных прогнозов динамики наступления фенологических времен года в разных вариантах. В целом контрольное прогнозирование показывало, что оригинальные методы долгосрочного прогноза, разработанные на кафедре ботаники и дендрологии ЛТА, дают надежные результаты и их можно шире применять как в практике отраслей хозяйства с сезонно-циклическим производством, так и в научной работе. Он занимался вопросами инвентаризации садов и парков города и области, определением их таксономического состава и дендрологической ценности. При этом особое внимание всегда уделялось дендрарию и парку ЛТА. В январе 1995 г. Н. Е. составил предложения по планированию учебной, научной и хозяйственной работы ботанического сада ЛТА в 1995—2000 гг. и участию кафедры ботаники и дендрологии лесохозяйственного факультета в работе сада. На ближайшие годы предлагалось проведение исследований по теме «Разработка научных основ и практических рекомендаций по сохранению дендрологических коллекций арборетума, дальнейшей интродукции древесных растений ботаническим садом ЛТА и внедрению древесных интродуцентов в практику народного хозяйства», предлагалась программа из 10 пунктов. Н. Е. составил сводные показатели современного и перспективного обогащенного состава дендрофлоры парка ЛТА. В мае 1997 г. Н. Е. подготовил био-экологическое обоснование дендрологического состава парка 300-летия Санкт-Петербурга. По мнению Н. Е., в Санкт-Петербурге остро стоит проблема дифференцированного использования древесных растений различных экологических свойств в зависимости от экологической специфики объектов озеленения: микроклимата, техногенной загрязненности, эдафических условий, рекреационной нагрузки. Системный подход предопределяет необходимость организации комплексных эколого-дендрологических исследований и разработки практических рекомендаций по эколого-дендрологическому районированию города, с учетом также современного потепления климата. Н. Е. справедливо полагал, что городские зеленые насаждения — это не застывший во времени и пространстве элемент городского ландшафта, а сложнейшая экологическая система, за функционированием которой необходим долговременный мониторинг, в том числе биоклиматический. В числе одних из своих последних графиков Н. Е. составил «динамику прохождения фенологических фаз генеративного и вегетативного циклов развития 94 видов дикой дендрофлоры под Санкт-Петербургом (средние многолетние значения за 1970—2000 гг.)» и «динамику созревания урожая плодов и семян у древесных растений различных субдендроритмотипов в дендрарии СПбЛТА (средние многолетние данные за 1970—1999 г.)». Одним из последних докладов Н. Е. был доклад в 2001 г. на пленарном заседании лесохозяйственного факультета на тему «Основные закономерности биоклиматической цикличности на Северо-Западе России в XIX—XX веках». Материал для этого у него был поистине уникальный: несколько десятков рядов непрерывных дендрофенологических наблюдений, по зацветанию ольхи серой — с 1830 г., черемухи обыкновенной — с 1840 г., распусканию листьев березы, зацветанию сирени, малины и липы — с 1841 г. И даже более короткие ряды индикаторов, такие как созревание плодов калины, дуба, клена, боярышника насчитывают по 80—100 лет, таких рядов больше нет нигде. В конце своей научной деятельности Н. Е. составил сводные показатели погодичной изменчивости фенологической сопряженности фенодат на Европейской территории России и сопредельных государств (1939—2000 гг.), средние многолетние показатели динамики цветения древесных растений различных дендроритмотипов под Санкт-Петербургом, сводные показатели уровней адаптации половозрелых древесных интродуцентов в арборетумах Санкт-Петербурга (1953—1998 г.), распределение древесных интродуцентов в арборетумах Санкт-Петербурга по дендроритмотипам и статистическим показателям адаптации во второй половине XX в., распределение дендроритмотипов интродуцентов по группам зимостойкости в арборетумах Санкт-Петербурга. Н. Е. задумывал большую работу по географической изменчивости фенологических времен года и биоритма, о сравнительной фенологии на больших пространствах России и бывшего СССР. 27 мая 1997 г. Н. Е. решением ученого совета Санкт-Петербургской лесотехнической академии почти единогласно прошел по конкурсному отбору на должность профессора кафедры ботаники и дендрологии.

Н. Е. являлся председателем Центральной фенологической комиссии Русского географического общества. Он избирался много раз в руководящие органы Русского ботанического общества, был куратором секции интродукции растений на ряде делегатских съездов. В 2001 г. Н. Е. был официально зарегистрирован в федеральном реестре экспертов научно-технической сферы. Он являлся членом различных комиссий. Так, решением президиума Российской академии наук от 23 сентября 1996 г. Н. Е. был назначен заместителем председателя комиссии по комплексной проверке Ботанического института РАН. В архивах осталась большая картотека используемой Н. Е. литературы, включая важнейшие современные работы по дендрологии, фенологии, интродукции растений. Остались ряд неоконченных статей и монографий, а также рукопись книги «От весны до весны», где разработан календарь цветения растений-аллергенов, написаны разделы «Домашняя фитотерапия», «Грибная грамота», «Крупицы народной мудрости». Н. Е. надеялся работать и дальше. 21 мая 2002 г. он написал заявление, в котором просил продлить срок работы в должности профессора кафедры ботаники и дендрологии по трудовому договору.

Уже после кончины Николая Евгеньевича в июне 2002 г. Г. А. Фирсовым был сделан доклад (по материалам общих исследований) на международном симпозиуме, посвященном 100-летнему юбилею арборетума Мустила в Финляндии — «Древесные растения российского Дальнего Востока в Санкт-Петербурге». В 2003 г. из Англии получена опубликованная статья (совместно с А. П. Векшиным и Г. А. Фирсовым) о коллекции арборетума Контрольно-семенной опытной станции в г. Пушкине. В том же 2003 г. материалы Н. Е. о задачах развития дендрологии в России были представлены на съезде Русского ботанического общества в Барнауле, опубликованы доклады Международной конференции по хвойным, состоявшейся ранее в Англии (доклад совместно с Г. А. Фирсовым об основных результатах испытаний азиатских видов хвойных на Северо-Западе России).

Список опубликованных работ Н. Е. Булыгина

1961. Деревья и кустарники дендрологического сада и парка Ленинградской лесотехнической академии. Л.: Всесоюзный заочный лесотехнический институт. 111 с. (Совместно с П. А. Акимовым).

Влияние температурных условий начала зимы 1960—1961 гг. на древесные растения в Ленинграде // Матер. фенологии. Вып. 2. Л.: Географ. об-во СССР. С. 16—19.

Плодоношение и семенное размножение некоторых древесных экзотов в Ленинграде // Зеленое строительство. Л.: НТО Гор. хоз-ва и авт. транспорта. С. 25—30.

1963. Периоды заложения соцветий и цветков у деревьев и кустарников в Ленинграде // Географ. сб. Вопросы фенологии леса. М., Л.: Изд-во АН СССР. Т. 16. С. 167—178.

Дождливая погода и плодоношение древесных растений // Журн. «Природа». № 8.

О сроках сбора семян чубушника в Ленинграде // Зеленое строительство. Л.: НТО Гор. хоз-ва и авт. транспорта. С. 53—56.

Плодоношение и семенное размножение клена маньчжурского в Ленинграде // Зеленое строительство. Л.: НТО Гор. хоз-ва и авт. транспорта. С. 49—59.

1964. О периоде покоя у некоторых древесных растений в Ленинграде // Тр. ВЗЛТИ. № 8. С. 185—190. (Совместно с А. С. Родионовой).

Плодоношение клена маньчжурского в Ленинграде // Бот. журн. Т. 49. № 3. С. 412—417.

Периоды образования цветков в почках древесных растений и влияние погоды на обилие их цветения в Ленинграде // Тр. ВЗЛТИ. № 8. С. 193—223.

Плодоношение деревьев и кустарников в районе Ленинграда // География плодоношения лесных древесных пород, кустарников и ягодников. М.: Ин-т географии АН СССР. С. 16—20.

1965. Дендрологические ряды парка Ленинградской лесотехнической академии // Календари природы Северо-Запада СССР. Л.: Гидрометеоиздат. С. 36—44.

1966. К методике учета влияния зимних температур на сезонное развитие деревьев // Докл. фенологич. сектора Геогр. об-ва СССР. Л.: Географич. об-во СССР. Вып. 2. (18). С. 113—122.

1967. Основные типы ритма формирования репродуктивных органов у древесных растений умеренной климатической зоны // Матер. науч.-техн. конф. ЛХФ Л.: ЛТА С. 91—92.

К методике фенологических наблюдений за повторным цветением и плодоношением деревянистых растений // Докл. совещ. актива фенологов Географич. об-ва СССР в 1966 г. Л.: Геогр. общ-во СССР. С. 28—36.

Типы ритма формирования репродуктивных органов у древесных интродуцентов в районе Ленинграда // Тез. докл. совещ. по лесн. генет., селекц. и семеноводству. Петрозаводск: Изд-во АН СССР. С. 65—68.

1968. Дендрология. Учебное пособие. Л.: ЛТА. 58 с.

Сосна румелийская (*Pinus peuce* Gris.) в районе Ленинграда и перспективы разведения ее на Северо-Западе СССР // Матер. науч.-техн. конф. ЛХФ. Л.: ЛТА. С. 105—106.

Семеношение интродуцированных видов клена (*Acer*) и перспективы их разведения в Ленинградской области // Матер. науч.-техн. конф. ЛХФ. Л.: ЛТА. С. 103—105. (Совместно с Г. С. Захаренко и Д. Г. Ничепорчик).

1969. Биология семеношения бересклета большекрылого и перспективы его разведения на Северо-Западе СССР // Проблемы геоботаники и биологии древесных растений. Науч. тр. № 128. Л.: ЛТА. С. 72—81.

О возможности прогноза сроков зацветания древесных растений по фенологическим индикаторам методами математической статистики // Матер. науч.-техн. конф. ЛХФ, ЛТА. Л.: ЛТА. С. 98—102. (Совместно с З. Н. Довгулевич).

1970. Жимолость Шамиссо (*Lonicera chamissoi* Bge.) в Ленинграде // Тр. БИН АН СССР. Л.: Наука. Сер. 6. Вып. 10. С. 93—98.

О возможности прогнозов периодов созревания плодов и семян древесных растений по феноиндикаторам с применением корреляционных уравнений // Тез. VIII совещ. по фенопрогнозированию. Л.: Геогр. об-во СССР. С. 74—75.

Динамика созревания и опадения плодов и семян и сроки их сбора у древесных растений в районе Ленинграда // Науч. тр. Ленингр. лесотехн. акад. № 120. С. 33—44. (Совместно с Р. В. Булыгиной).

Феноло-статистический метод прогноза сроков созревания плодов и семян древесных растений // Матер. науч.-техн. конф. ЛХФ. Л.: ЛТА. С. 11—14. (Совместно с З. Н. Довгулевич).

О закономерностях погодичного распределения фенодат // Матер. науч.-техн. конф. ЛХФ. Л.: ЛТА. С. 15—17. (Совместно с З. Н. Довгулевич).

1971. Динамика созревания и сроки сбора плодов и семян древесных растений в Ленинградской области // Матер. науч.-техн. конф. ЛХФ. Л.: ЛТА. С. 7—12. (Совместно с Р. В. Булыгиной).

Фенолого-статистический метод прогноза периодов созревания плодов и семян древесных растений в Северо-Западных районах РСФСР // Матер. науч.-техн. конф. ЛХФ. Л.: ЛТА. С. 3—7.

Опыт прогнозирования динамики цветения и созревания урожая плодов и семян древесных растений фенолого-статистическим методом // Совершенствование учета лесов, организации хозяйства и воспроизводства лесных ресурсов. Л.: Лен. обл. правл. лесн. хоз. и лесн. пром., ЛТА, Сев.-Зап. лесоустр. пред. В/О «Леспроект». С. 154—159.

1973. Дендрология. Учебное пособие Л.: ЛТА. 72 с.

Фенологические наблюдения над хвойными. Ялта: Гос. Никитский ботан. сад. 49 с. (Совместно с Г. Д. Ярославцевым, С. И. Кузнецовым, Г. С. Захаренко).

1974. Дендрология. Фенологические наблюдения над хвойными породами. Л.: ЛТА. 82 с.

Некоторые результаты математического анализа вековых фенологических рядов // Межвуз. сб. законч. науч. исслед. работ. Л.: ЛТА. Вып. 2. С. 36—40. (Совместно с З. Н. Довгулевич).

О фенологической тенденции и цикличности в «вековых» фенологических рядах на Северо-Западе России // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. Межвуз. сб. науч. тр. Л.: ЛТА. Вып. 3. С. 25—33. (Совместно с З. Н. Довгулевич).

Ботанический сад Ленинградской лесотехнической академии // Ботанические сады СССР. М.: Наука. С. 83—84.

Особенности морфогенеза вегетативных побегов лиственницы сибирской и лиственницы европейской // Пробл. физиол. и биохим. древесн. раст. Красноярск: СО АН СССР. Вып. 2. С. 69—70. (Совместно с А. М. Евдокимовым и О. П. Налимовым).

1975. Влияние засух 1972 и 1973 гг. на цветение и плодоношение древесных растений на Северо-Западе РСФСР // Лесное хозяйство, лесная, деревообр. и целл.-бум. пром. Сб. законч. науч.-исслед. работ. Л.: ЛТА. Вып. 3. С. 11—13.

Фенологические аномалии у древесных растений на Кайгородовском опорном пункте под влиянием засух 1972 и 1973 гг. // Лесное хозяйство, лесная, деревообр. и целл.-бум. пром. Сб. законч. науч.-исслед. работ. Л.: ЛТА Вып. 3. С. 13—15. (Совместно с А. А. Коротаевым).

Дендрофлора городов Северо-Запада СССР // Журн. «Цветоводство». № 9. С. 18.

Анализ дендрофлоры городов Северо-Запада РСФСР и пути ее улучшения // Тез. докл. НТК. Л.: НТО зеленого строительства. С. 11—13.

Особенности сезонного развития и плодоношения древесных растений на Кайгородовском фенологическом опорном пункте в 1972 и 1973 гг. // Засуха 1972 г. и ее влияние на сезонную жизнь и биологическую продуктивность растений Вост.-Европ. равнины. Л.: Геогр. об-во СССР. С. 54—65.

Анализ дендрофлоры городов Северо-Запада РСФСР и пути ее улучшения // Тез. докл. науч.-практич. конф. «Рациональное ведение зеленого строительства в городах». Л.: НТО Лен. гор. хоз-ва. С. 11—13.

Исследование тенденции и цикличности в фенологических рядах в связи с фитофенологическим прогнозированием на Северо-Западе России // Физико-географическое районирование и прогнозирование. Л.: Географич. об-во СССР. С. 32—36.

К методике исследования корреляционных связей между диаметром ствола и площадью поверхности кроны дуба черешчатого // Лесное хозяйство, лесная, деревообр. и целл.-бум. пром. Межвуз. сб. законч. науч.-иссл. работ. Л.: ЛТА. Вып. 3. С. 17—19. (Совместно с Р. В. Булыгиной, Л. Г. Михалкиной, Н. Г. Вакуровой, И. Ваничек).

Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. М.: Наука. 27 с. (Совместно с М. С. Александровой, В. Н. Ворошиловым и др.).

Тенденция и цикличность в вековых фенологических рядах // Тез. 12-го Междунар. бот. конгр. Л.: Наука. С. 179.

1976. Дендрология. Фенологические наблюдения над лиственными древесными растениями. Л.: ЛТА. 70 с.

Сезонная сопряженность фитофеноиндикаторов на фоне циклических колебаний климата Ленинграда // Ритмика природных явлений. Тез. докл. к 3-му совещанию. Л.: Геогр. об-во СССР. С. 144—147. (Совместно с С. М. Топпер).

Особенности сезонного роста корней у древесных растений в условиях засухи // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. Межвуз. сб. науч. тр. Л.: ЛТА. Вып. 5. С. 126—131. (Совместно с А. А. Коротаевым).

Цикличность в фитоценологических рядах и ее индикационное значение // Лесное хоз-во, лесная, деревообр. и целлюлоз.-бум. пром. Межвуз. сб. статей законч. науч.-исслед. работах. Л.: ЛТА. Вып. 4. С. 8—10. (Совместно с С. В. Бердниковой и Л. Г. Михалкиной).

Дендрологические богатства ботанического сада Лесотехнической академии // Лесное хоз-во, лесная, деревообр. и целлюлоз.-бум. пром. Межвуз. сб. статей законч. науч.-исслед. работах. Л.: ЛТА. Вып. 4. С. 6—8.

Лесная ботаника. Учебное пособие. Л.: ЛТА. 82 с. (Совместно с А. С. Родионовой).

1977. Ассортимент деревьев и кустарников, рекомендуемых для строительства, реконструкции и формирования лесопарков и загородных парков и мест отдыха в пригородной зоне Ленинграда // Ландшафтная таксация и формирование насаждений пригородных зон. Л.: Стройиздат. С. 218—221. (Совместно с Ю. И. Ходаковым).

Исследование осеннего роста корневых систем у интродуцированных видов лиственницы // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. Межвуз. сб. науч. тр. Л.: ЛТА. Вып. 6. С. 88—93. (Совместно с А. А. Коротаевым).

О содержании некоторых химических элементов в плодах и семенах древесных в условиях городской среды // Рациональное использование природных ресурсов и охрана окружающей среды. Межвуз. сб. Л.: Ленингр. политехн. ин-т. С. 133—137. (Совместно с Р. В. Булыгиной, К. И. Лысяк, Б. Ф. Никандровым, Л. Н. Пушкаревой).

Дендрофенологический метод прогноза теплообеспеченности вегетационного периода // Докл. IV Межведомств. совещ. по фенологич. прогнозир. Л.: Геогр. об-во СССР. С. 9—12. (Совместно с В. А. Курочкиной и Л. Г. Михалкиной).

Сравнительная эффективность фитофенологических прогнозов сезонной ритмики дуба и его древесных спутников // Сезонное развитие природы. М.: Моск. фил. Геогр. об-ва СССР. С. 7—9. (Совместно с С. М. Топпер).

Сравнительная эффективность разных методов фенопрогнозов и их использование в проверке массовой фенологической информации // Докл. IV Межведомств. совещ. по фенологич. прогнозир. Л.: Геогр. об-во СССР. С. 13—17. (Совместно с С. М. Топпер).

Влияние отдельных факторов погоды на сезонное развитие древесных растений // Докл. IV Межведомств. совещ. по фенологич. прогнозир. Л.: Геогр. об-во СССР. С. 66—67.

Фенология и морфофизиологические периоды в цикле развития вегетативных побегов лиственницы (*Larix* Mill.) // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. Межвуз. сб. науч. тр. Л.: ЛТА. Вып. 6. С. 112—118. (Совместно с О. П. Налимовым).

Древесные растения ботанического сада Ленинградской лесотехнической академии. Сценарий и дикторский текст учебно-научного фильма. Л.: Союзвузфильм. 3 части.

1978. Сезонный рост корней и сопряженность его с фенологией побегов у интродуцированных и местных древесных пород // Тез. докл. VI Делегат. съезда ВБО. Л.: Наука. С. 151—152. (Совместно с А. А. Коротаевым).

Сезонный ритм древесных растений как индикатор их адаптации // Тез. докл. VI Делегат. съезда ВБО. Л.: Наука. С. 147—148.

1979. Математическая модель дендрофенологического прогноза теплообеспеченности вегетационного периода // Бюл. деп. рукописей. № 3 (89). М. С. 79—89. (Совместно с А. П. Плехотиным, В. А. Курочкиной и др.).

Ассортимент древесных растений для озеленения улиц и набережных Ленинграда // Типовые приемы озеленения и благоустройства улиц на примере Ленинграда. Л.: Ленингр. зональный науч.-исслед. ин-т эксп. проектир. С. 53—56.

О сопряженности динамики сезонного роста корней и побегов у сосны обыкновенной под Ленинградом // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. Межвуз. сб. науч. тр. Л.: ЛТА. Вып. 8. С. 56—61. (Совместно с А. А. Коротаевым).

Оценка воздействия факторов погоды на ритм сезонного развития древесных растений методами множественного регрессионного анализа // Лесн. журн. № 5. С. 15—18. (Совместно с С. В. Бердниковой).

Роль фенологических календарей в изучении природных условий и в организации рационального природопользования // Сезонная жизнь природы Русской равнины. Л.: Наука. С. 4—9. (Совместно с С. В. Щеголевой).

Фенологический календарь парка ботанического сада Ленинградской лесотехнической академии // Сезонная жизнь природы Русской равнины. Л.: Наука. С. 40—45.

Лесоклиматология // Программа долговремен. науч. исслед. по приклад. климатологии. Л.: Геогр. об-во СССР. С. 20—87.

Фенологические наблюдения над древесными растениями. Л.: ЛТА. 97 с.

Биологические основы оценки влияния термического и других экологических факторов на сезонную ритмику древесных растений // Термич. факт. в развитии растений разных географич. зон. М.: Моск. фил. Геогр. об-ва СССР. С. 7—9.

Деятельность Всесоюзного ботанического общества за период между V и VI съездами ВБО (сентябрь 1973—сентябрь 1978 г.) // Бот. журн. Т. 64. С. 907—913.

1980. Деятельность В. Н. Сукачева в Ленинградской лесотехнической академии // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. Межвуз. сб. науч. тр. Л.: ЛТА. Вып. 9. С. 3—11. (Совместно с А. С. Тихоновым).

Дендрология. Методические указания и контрольные задания для студентов-заочников лесохозяйственного факультета (специальность 1512). Л.: ЛТА. 51 с.

Сезонно-ритмическая структура годичного цикла развития ландшафта, принципы ее индикации и прогностическое значение // Моделирование и прогнозирование в индикационной дендрофенологии. Л.: ЛТА. С. 2—44. Деп. в ВИНИТИ, № 1033-81. Деп.

Моделирование дендрофенологической сопряженности на основе территориально-феноиндикационной системы // Моделирование и прогнозирование в индикационной дендрофенологии. Л.: ЛТА. 1980. С. 45—61. Деп. в ВИНИТИ, № 1033-81. Деп. (Совместно с З. Н. Довгулевич, В. А. Курочкиной, Л. Г. Михалкиной).

Исследование корреляционных связей между дендрофеноиндикаторами и последующей теплообеспеченностью вегетационного сезона // Моделирование и прогнозирование в индикационной дендрофенологии. Л.: ЛТА. С. 62—68. Деп. в ВИНИТИ, № 1033-81 Деп. (Совместно с В. А. Курочкиной и Л. Г. Михалкиной).

Исследование метео-фенологических связей у лиственницы сибирской в прогностических целях // Моделирование и прогнозирование в индикационной дендрофенологии. Л.: ЛТА. С. 69—76. Деп. в ВИНИТИ, № 1033-81 Деп. (Совместно с З. Н. Довгулевич).

Сезонные фенологические тенденции, их биоэкологическая обусловленность и прогностическое значение // Моделирование и прогнозирование в индикационной дендрофенологии. Л.: ЛТА. С. 77—97. Деп. в ВИНИТИ, № 1033-81 Деп.

1981. История интродукции кленов в Ленинграде. Л.: ЛТА. 50 с. Деп. в ВИНИТИ, № 4168-81 Деп. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

О математическом моделировании метеофенологических связей у древесных растений в прогностических целях // Экология и защита леса. Межвуз. сб. науч. тр. Л.: ЛТА. Вып. 6. С. 19—24. (Совместно с З. Н. Довгулевич).

1982. Биологические основы дендрофенологии. Л.: ЛТА. 80 с.

Сопряженность фенологической структуры года с метеорологической ритмикой на Северо-Западе России // Экология и защита леса. Межвуз. сб. науч. тр. Л.: ЛТА. Вып. 7. С. 11—17.

Фенологические наблюдения. Организация, проведение, обработка. Л.: Наука. 223 с. (Совместно с С. В. Щеголевой и В. А. Тавровским).

Биоклиматическая цикличность и зимостойкость древесных интродуцентов // Докл. VIII Дендрологич. конгр. соц. стран. Тбилиси. С. 219.

1983. Интродукция кленов на Северо-Западе РСФСР. Л.: ЛТА. 203 с. Деп. в ВИНИТИ, № 3006-83 Деп. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

Основные результаты и перспективы дальнейшей интродукции кленов на Северо-Западе России // Тез. докл. VII Делегат. съезда ВБО. Донецк. С. 386—387. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

Сезонная жизнь // Природа Ленинградской области и ее охрана. Л.: Лениздат. С. 155—164. (Совместно с Г. Э. Шульц).

1984. Дендромелиорация трасс линий электропередачи с целью обеспечения их экологической безопасности // Рациональное использование природных ресурсов и охрана окружающей среды. Л.: Ленингр. политехнич. ин-т. Вып. 7. С. 38—41.

1985. Дендрология. М.: Агропромиздат. 280 с.

Клен серебристый в Ленинграде и перспективы его использования в озеленении на Северо-Западе РСФСР. Л.: ЛТА. 31 с. Деп. в ВИНИТИ, № 6296-85 Деп. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

1986. Биологические особенности видов рода *Acer* (*Aceraceae*), культивируемых в Ленинграде, и изменения климата // Бот. журн. Т. 71. № 1. С. 71—78. (Совместно с Н. В. Ловелиусом и Г. А. Фирсовым).

Дендрология. Лабораторный практикум. Л.: ЛТА. 91 с.

Плодоношение, зимостойкость и перспективы разведения на Северо-Западе РСФСР интродуцированных видов и форм клена (*Acer* L.). Л.: ЛТА. 193 с. Деп. в ВИНИТИ, № 6952-В86 Деп. (Совместно с Н. В. Ловелиусом и Г. А. Фирсовым).

1987. Дендрология. Методические указания к проведению учебной практики с элементами научных исследований для студентов лесохозяйственного факультета по специальности 1512. Л.: ЛТА. 48 с.

1988. Зимостойкость хвойных интродуцентов в условиях суровой зимы 1984/85 г. в Ленинграде // Бюл. Глав. бот. сада. Вып. 147. С. 8—13. (Совместно с В. Н. Комаровой, Г. А. Фирсовым, Н. В. Ловелиусом).

Интродукция хвойных на Северо-Западе РСФСР // Тез. докл. VIII Делегат. съезда ВБО. Алма-Ата: Наука. С. 510—511. (Совместно с Г. А. Фирсовым и В. Н. Комаровой).

Опыт и перспективы комплексной фено- и дендроиндикации при интродукции древесных растений // Тез. докл. VIII Делегат. съезда ВБО. Алма-Ата: Наука. С. 531—532. (Совместно с Н. В. Ловелиусом и Г. А. Фирсовым).

1989. Дендрология (Основы лесной геоботаники). Л.: ЛТА. 34 с.

Основные результаты и перспективы дальнейшей интродукции хвойных на Северо-Западе России. Л.: ЛТА. 142 с. Деп. в ВИНИТИ, № 3983-В89. Деп. (Совместно с Г. А. Фирсовым и В. Н. Комаровой).

Реакция *Metasequoia glyptostroboides* (*Taxodiaceae*) на изменения тепло- и влагообеспеченности в Ленинграде // Бот. журн. Т. 74. № 9. С. 1323—1328. (Совместно с Н. В. Ловелиусом и Г. А. Фирсовым).

Интродукция древесных растений и метеорологические условия в Ленинграде // Тез. докл. конф. «Роль бот. садов в охране и обогащении растительного мира». Киев. Т. 1. С. 84—85. (Совместно с Г. А. Фирсовым и Н. В. Ловелиусом).

1990. Долгосрочный фенологический прогноз и информативность феноиндикаторов // Экология и защита леса. Межвуз. сб. науч. тр. Л.: ЛТА. С. 28—35. (Совместно с З. Н. Довгулевич).

Дендрология. Систематика и характеристика древесных растений СССР. Л.: ЛТА. 36 с.

Реакция древесных индродуцентов и аборигенных видов на изменения тепло- и влагообеспеченности в Ленинграде // Бюл. Глав. бот. сада. № 156. С. 22—27. (Совместно с Н. В. Ловелиусом и Г. А. Фирсовым).

Древесные растения «Красной книги СССР» в Ленинграде // Бюл. Глав. бот. сада. № 157. С. 9—15. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

К вопросу о феноклиматической индикации радиального прироста деревьев // Тезисы межвуз. науч. конф. «Пути использования природных ресурсов Карелии». Петрозаводск: Госуниверситет. С. 25—26. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

Учебный терминологический словарь по лесной ботанике. Ч. 1 (от А до К). Л.: ЛТА. 32 с. (Совместно с Н. Н. Сперанской и Г. А. Пименовой).

1991. Дендрологические фонды арборетумов Ленинграда // Тез. докл. IV Междунар. конгресса Европ. — Средизем. отд. МАБС. Тбилиси. С. 165. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

Дендрология. Л.: Агропромиздат. 352 с.

Дендрологические фонды садов и парков Ленинграда. Л.: БИН РАН. 66 с. Деп. в ВИНИТИ, № 2790-В91. Деп. (Совместно с О. А. Связевой и Г. А. Фирсовым).

Календарь природы Северо-Запада СССР // Человек и стихия'92. СПб.: Гидрометеоиздат. С. 82—91.

Структура формально-логической системы прогнозирования метеорологических параметров на основе фенологических данных // Вычислительный эксперимент в исследованиях технологических процессов и систем. Апатиты: Ин-т информат. С. 90—99. (Совместно с А. В. Кузьминым).

Учебный терминологический словарь по лесной ботанике. Ч. 2 (от Л до Я). Л.: ЛТА. 44 с. (Совместно с Н. Н. Сперанской и Г. А. Пименовой).

1992. Интродукция растений и дендромелиорация урбанизированной среды. СПб.: ЛТА. 132 с. Деп. в ВИНИТИ, № 1962-В92. Деп. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

Фенологическая сопряженность прилета птиц с развитием растительности под Ленинградом // Экология и защита леса. СПб.: ЛТА. С. 47—52. (Совместно с Е. Н. Мартыновым).

1993. Биология. Основы ботаники. Учебное пособие для абитуриентов, поступающих на ЛХФ. Ч. 1. СПб.: ЛТА. 51 с. (Совместно с М. В. Барчуковой).

Биология. Основы ботаники. Учебное пособие для абитуриентов, поступающих на ЛХФ. Ч. 2. СПб.: ЛТА. 46 с. (Совместно с М. Е. Игнатьевой и С. Г. Сахаровой).

Программа дисциплины «Дендрология для высших учебных заведений по специальности 31.12 — «Лесное и садово-парковое хозяйство». М.: Мин. науки, высшей школы и технической политики РФ. Утверждена УМО по лесоинженерным специальностям 19.10—1992. 15 с. (Совместно с А. Я. Любавской и В. И. Пчелиным).

Биология. Основы зоологии, основы генетики и селекции, основы экологии и охраны природы. Пособие для абитуриентов, поступающих на ЛХФ. Ч. 3. СПб.: ЛТА. 67 с. (Совместно с Е. Н. Мартыновым и др.).

Растительные ресурсы леса. Учебное пособие для учащихся X класса 466-й средней школы С.-Петербурга. СПб.: ЛТА. 92 с.

Программа вступительных экзаменов по биологии. Пособие для поступающих в академию. СПб.: ЛТА. С. 24—29.

Дендромелиорация трасс ВЛ и территорий подстанций // Энергетическое строительство. № 5. С. 57—62. (Совместно с Г. Н. Александровым и др.).

1994. A comparison of the assortment of broad-leaved trees and shrubs used in city planting in NW Russia and NE Sweden // Robacksdalen meddelar. Rapport 2. Umea. 25 p. (Совместно с G. A. Firsov and C. G. Thogersen).

Выдающийся дендролого-интродукционный эксперимент в Санкт-Петербурге. СПб.: ЛТА. 142 с. Деп. в ВИНИТИ, № 1779-В94. Деп. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

Современная интерпретация материалов Э. Л. Вольфа по интродуцированной дендрофлоре Санкт-Петербурга. СПб.: ЛТА. 57 с. Деп. в ВИНИТИ, № 1750-В94 Деп. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

Уникальный арборетум зоны тайги. К 160-летию дендрологического сада СПб Лесотехнической академии // Изв. СПбЛТА. СПб.: СПбЛТА. Вып. 2 (160). С. 201—211.

Ботаника и дендрология. Методические указания к дипломному проектированию для студентов дневного и заочного обучения специальности 31.12. СПб.: СПбЛТА. 37 с.

1995. Древесные интродуценты, перспективные для лесного и лесопаркового хозяйства на Карельском перешейке // Матер. науч. конф. «Биологическое разнообразие. Интродукция растений». СПб.: БИН РАН. С. 24—26.

Основы фенологии. Учебное пособие для учащихся средней школы № 466 Санкт-Петербурга. СПб.: ЛТА. 30 с.

Опыт комплексной оценки результатов и перспектив интродукции древесных растений на Северо-Западе России // Матер. науч. конф. «Биологическое разнообразие. Интродукция растений». СПб. С. 106—107. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

Egbert Wolf (1860—1931), deutsche Dendrologe in Russland // Forst und Holz. Nr 16. S. 495—496. (Совместно с G. Firsov and A. Korotaev).

Phenological adaptation of arboreal plants in North-Western Russia // 2nd Circumpolar Agricultural Conference. Tromso, Norway. L. 2.4. (Совместно с G. A. Firsov).

Древесные растения местной флоры в урбанофитоценозах Санкт-Петербурга // Бюл. Глав. бот. сада. Вып. 172. С. 3—7. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

Почти как на юге // Газета «На Выборгской». № 43 (84). С. 3.

В преддверии тяжкой зимы // Газета «На Выборгской». № 48 (89). С. 3.

1996. Полтора века фенологического мониторинга в «Лесном» // Известия СПбЛТА. СПб.: СПбЛТА. Вып. 4 (162). С. 165—174.

Эпифитные лишайники арборетума Санкт-Петербургской лесотехнической академии и выяснение их индикаторной роли // Лесн. журн. 1996. № 6. С. 13—18. (Совместно с Н. В. Малышевой).

Arboretum of the Forest-Technical Academy in St. Petersburg, Russia // Botanic Gardens Conservation News. Vol. 2. N 6. P. 33—35 (Совместно с G. A. Firsov).

Зима, которую предсказала рябина // Газета «На Выборгской». № 5 (96). С. 3.

Солнце на лето — зима на мороз // Газета «На Выборгской». № 7 (98). С. 2.

Март: уже весна или еще зима? // Газета «На Выборгской». С. 4.

Короткопериодные колебания климата и интродукция растений // Тр. Первой Всерос. конф. по ботанич. ресурсоведению. СПб.: БИН РАН. С. 113.

Tree of the Year. *Cladrastis* and *Maackia* // International Dendrology Society Yearbook. P. 12—26. (Совместно с S. Andrews, G. Firsov et al.).

1997. Дендрофенологическая индикация и долгосрочный прогноз погоды // Известия СПбЛТА. СПб.: СПбЛТА. Вып. 5 (163). С. 25—33.

Сергей Яковлевич Соколов (к 100-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 82. № 5. С. 123—130. (Совместно с О. А. Связевой).

Фенологический календарь Лисинского учебно-опытного лесхоза // 200 лет лесному и опытному делу в Лисинском учебно-опытном лесхозе. СПб.: СПбЛТА. С. 113—125.

Tree of the Year: *Cercidiphyllum japonicum* // International Dendrology Society Yearbook. P. 17—46. (Совместно с S. Andrews, G. Firsov et al.).

1998. Биоклиматическая цикличность и адаптация древесных растений муссонного климата при интродукции их на Северо-Запад России // Матер-лы Междунар. конф., посвящ. 50-летию Бот. сада — ин-та ДВО РАН. Владивосток: Дальнаука. С. 157—160. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

Дендрология. Учебное пособие по самостоят. изучению курса и проведению лаборатор. практикума для студентов специальностей 26.04 и 26.05. СПб.: СПбЛТА. 84 с. (Совместно с В. Ю. Нешатаевым и С. Г. Сахаровой).

Древесные растения российского Дальнего Востока, культивируемые в Санкт-Петербурге // Матер-лы Междунар. конф., посвящ. 50-летию Бот. сада — ин-та ДВО РАН. Владивосток: Дальнаука. С. 160—162. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

Ценная дендрологическая коллекция в г. Пушкине // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков. Тез. докл., представленных II (X) съезду Русского ботанического общества (26—29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). СПб. Т. 2. С. 276—277. (Совместно с А. П. Векшиным).

Фактическое распространение древесных интродуцентов в урбанофитоценозах городов России и сопредельных государств // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков. Тез. докл., представленных II (X) съезду Русского ботанического общества (26—29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). СПб. Т. 2. С. 278. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

Биоклиматическая цикличность как фактор хронологической изменчивости показателей адаптации древесных интродуцентов // Проблемы ботаники на рубеже

XX—XXI веков. Тез. докл., представленных II (X) съезду Русского ботанического общества (26—29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). СПб. Т. 2. С. 277—278. (Совместно с Ю. Г. Калугиным).

Актуальные задачи развития дендрологии в XXI веке // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков. Тез. докл., представленных II (X) съезду Русского ботанического общества (26—29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). СПб. Т. 2. С. 278—279. (Совместно с В. Т. Ярмишко).

Опыт и эффективность сравнительных интродукционных испытаний древесных растений в ботанических садах БИН и ЛТА в Санкт-Петербурге // Тез. докл. Междунар. конф., посв. 100-летию со дня рождения акад. Н. В. Цицина. М. С. 24—25. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

Исследования кафедры ботаники и дендрологии в области дендромелиорации трасс линий электропередачи сверх- и ультравысокого напряжения // Известия СПбЛТА. СПб.: СПбЛТА. Вып. 6 (164). С. 21—27.

Малоизвестные материалы И. Фалька о времени введения в культуру некоторых древесных видов флоры России // Бот. журн. Т. 83. № 8. С. 85—89. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

Magnolias in the Arboreta of St. Petersburg, Russia // Magnolias and their allies. Proc. of the Intern. Symp., Royal Holloway, University of London, Egham. Surrey, U. K., 12—13 April 1996. London. P. 289—290. (Совместно с G. A. Firsov).

The effect of climatic warming on arboreal plants in St. Petersburg // Newsletter International Dendrology Society. July. P. 8—10. (Совместно с G. Firsov).

Main results of continuous bioclimatic monitoring at Saint Petersburg in XIX and XX centuries // Program and abstracts. 3rd Circumpolar Agricultural Conference. Hotel Captain Cook. Anchorage, Alaska, 12—16 October 1998. P. 43. (Совместно с G. A. Firsov).

1999. Дендрофлористические исследования кафедры ботаники и дендрологии в урбанофитоценозах городов России и зарубежных стран // Известия СПбЛТА. СПб.: СПбЛТА. Вып. 7. С. 21—29.

Принципы выделения дендроритмотипов и их индикаторное значение в интродукции древесных растений // Матер. Второй Междунар. научн. конф. «Биологическое разнообразие. Интродукция растений». СПб.: БИН РАН. С. 111—113.

Опыт и перспективы интродукции древесных растений Красной книги России в Санкт-Петербурге // Матер. Второй Междунар. научн. конф. «Биологическое разнообразие. Интродукция растений». СПб. С. 113—115. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

Проблемы интродукции древесных растений в материалах съездов Русского ботанического общества // Тез. докл. Междунар. конф. «Проблемы дендрологии на рубеже XXI века». С. 48—49. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

Introduction of Asian confer under a warming climate: 300 years of experience in NW Russia // Programme and abstracts. International Conifer Conference 1999, 23—26 August 1999. Wye College, Kent, England. P. 33. (Совместно с G. A. Firsov).

2000. Природа Карельского перешейка: учебное пособие для средней школы. СПб.: СПбЛТА. 120 с. (Совместно с В. Ф. Ковязиным и Е. Н. Мартыновым).

Хвойные в озеленении Северо-Западной России и Северной Швеции // Бюл. Глав. бот. сада. Вып. 179. С. 109—114. (Совместно с Г. А. Фирсовым и К. Г. Тогерсен).

Фенологические особенности некоторых видов *Larix* Mill. в Санкт-Петербурге // Растительные ресурсы. Вып. 3. С. 39—47. (Совместно с Ю. Г. Калугиным).

Flower calendars — a seldom used source of botanical and agricultural information // Lustgarden. P. 39—46. (Совместно с G. A. Firsov).

Experience of the dendrological indication of short-term climate changes and current warming in Eastern Europe // Progress in phenology monitoring, data analysis and global change impacts. Friesing, Germany. P. 66.

Виды и флоры древесных интродуцентов для озеленения Санкт-Петербурга // Растительные ресурсы. Вып. 3. С. 115—121.

Международная конференция по хвойным (Англия, 23—26 августа 1999 г.) // Бот. журн. Т. 85. № 12. С. 135—138. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

Дальневосточные хвойные международной «Красной книги» // Тез. Международ. науч. конф. «Растения в муссонном климате». Владивосток: Дальнаука. С. 27—28. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

2001. Pietarin Metsateknisen akatemian arboretumin historiaa // Sorbifolia, 3/2001. Vol. 32. P. 117—124. (Совместно с G. A. Firsov).

К истории интродукции древесных растений в Санкт-Петербурге // Бюл. Глав. бот. сада. Вып. 182. С. 44—46. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

Дендролого-экологические проблемы озеленения. Санкт-Петербурга и других промышленных городов Северо-Запада России // Тез. конф. «Зеленое пространство города в XXI веке — Озеленение городов как инструмент развития». Кн. 1. СПб.: СПбЛТА. С. 60—63.

Фенологические исследования как основа оценки устойчивости и перспективности древесных растений для озеленения Санкт-Петербурга // Тез. конф. «Зеленое пространство города в XXI веке — Озеленение городов как инструмент развития». Кн. 1. СПб.: СПбЛТА. С. 56—59. (Совместно с Ю. Г. Калугиным и В. Т. Ярмишко).

2002. Итоги интродукции голосеменных растений в Санкт-Петербурге // Растительные ресурсы. Т. 38. Вып. 3. С. 30—44. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

Принципы подбора древесных растений для создания городских зеленых насаждений // Роль ботанических садов в зеленом строительстве городов, курортных и рекреационных зон. Матер. Международ. конф., посв. 135-летию ботан. сада ОНУ им. Н. И. Мечникова. Одесса. Ч. 1. С. 59—61. (Совместно с Ю. Г. Калугиным).

Не губите тополя, не губите // Газета «Невское зеркало» № 3—2. С. 8. (Совместно с В. И. Лысенко, А. Н. Мартыновым и др.).

The Arboretum of the seed control experimental station in St. Petersburg, Russia // Botanic Gardens Conservation News December. Vol. 3. N 9. P. 52—53. (Совместно с A. Vekshin and G. A. Firsov).

2003. Некоторые задачи развития дендрологии в России // Ботанические исследования в Азиатской России. Матер-лы XI съезда Русского ботанического общества (18—22 августа 2003 г., Новосибирск—Барнаул). Барнаул. Т. 3. С. 265—267. (Совместно с Г. А. Фирсовым).

Introduction of asian conifers under a warming climate: 300 Years of experience in NW Russia // Proc. of the Fourth Intern. Conifer Conf. ISHS, Acta Horticulturae, Number 615. September 2003. P. 419—428. (Совместно с G. A. Firsov).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Фирсов Г. А. Памяти Николая Евгеньевича Булыгина (12 VIII 1924—22 V 2002) // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 3. С. 509—513.

Ярмишко В. Т. Николай Евгеньевич Булыгин. К 75-летию со дня рождения // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 12. С. 134—140.

Яценко-Хмелевский А. А. Н. Е. Булыгин. Биологические основы дендрофенологии (основные этапы и перспективы развития, методы, теоретическое и прикладное значение) // Бот. журн. 1984. Т. 89. № 10. С. 1421—1423.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 502.211 : 582(470.3 + 470.5)

© А. П. Серегин

М. С. ИГНАТОВ, Е. А. ИГНАТОВА. ФЛОРА МХОВ СРЕДНЕЙ ЧАСТИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ. (М., 2003. Т. 1: *SPHAGNACEAE — HEDWIGIACEAE.* С. 1—608; М., 2004. Т. 2: *FONTINALACEAE — AMBLYSTEGIACEAE.* С. 609—960)

A. P. SEREGIN. *M. S. IGNATOV, E. A. IGNATOVA.*
MOSS FLORA OF THE MIDDLE EUROPEAN RUSSIA.
(MOSCOW, 2003. VOL. 1: *SPHAGNACEAE — HEDWIGIACEAE.* P. 1—608;
MOSCOW, 2004. VOL. 2: *FONTINALACEAE — AMBLYSTEGIACEAE.* P. 609—960)

Гербарий им. Д. П. Сырейщикова (MW),
Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119992 Москва, Воробьевы горы
Факс (095) 939-27-77
E-mail: allium@hotbox.ru

Поступила 20.10.2004

В 2003—2004 гг. в Товариществе научных изданий КМК тиражом 1500 экз. вышла «Флора мхов средней части Европейской России» (авторы М. С. Игнатов и Е. А. Игнатова) общим объемом 120 печатных листов. Это — фундаментальная 2-томная работа по бриофитам обширной территории площадью около 2 млн км^2. Издание осуществлено в рамках программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России», поддержано Министерством окружающей среды Финляндии и Федеральной целевой программой «Культура России» (подпрограмма «Поддержка полиграфии и книгоиздания России»).

Два отменно оформленных и богато иллюстрированных тома значительно разнятся по объему: в 1-м томе обработано 364 вида и 5 разновидностей верхоплодных мхов, во 2-м — 174 вида и 8 разновидностей бокоплодных мхов. Почти все семейства обработаны авторами совместно. Обработка сем. *Bryaceae* (33 вида из рода *Bryum* Hedw. и 3 вида из рода *Rhodobryum* (Schimp.) Hampe) принадлежит сотруднику ГБС РАН В. И. Золотову.

Во «Флоре» принята следующая схема представления информации. Порядок: название, краткое описание, критические замечания по его систематике. Семейство: описание на основании того разнообразия видов, которые представлены в данной флоре, справка об общем объеме и критические замечания по его систематике, родовые ключи. Описание родов также дано только на основании видов данной флоры, для каждого рода приведен тип, показан объем и даны общие замечания по его систематике. За видовыми ключами следуют очерки видов по следующей схеме: подробный номенклатурный абзац, морфологическое описание, общий ареал, экологические преференции, распространение в пределах флоры. В конце очерков даны полезные заметки о том, как отличить тот или иной вид в поле по общему габитусу. В конце описания всех видов рода обсуждаются ошибочные и сомнительные указания тех или иных видов и сведения о мхах, нахождение которых возможно. Внутри семейства дана нумерация для родов, а внутри родов — для видов. Для каждого семейства, рода и вида приводятся в том числе и русские названия, при этом подробно разбирается этимология латинских названий родов и видовых эпитетов, что не часто встречается в различных «Флорах».

Распространение видов на рассматриваемой территории показано в виде своеобразной матрицы. Сокращенные названия субъектов Европейской России каждый раз перечисляются, при этом подчеркиванием и (или) курсивом выделены те регионы, из которых авторы видели гербарные образцы или по которым имеются литературные сведения различной степени надежности. Таким образом, всегда видны не только те регионы, в которых вид зафиксирован, но и те, в которых вид отсутствует. Это значительно облегчает оперирование флористической информацией, которая содержится в обсуждаемых книгах.

Приятно удивило наличие во «Флоре мхов» политомических ключей-таблиц для определения семейств верхоплодных и бокоплодных мхов, а также видов в некоторых больших семействах (*Pottiacea*, *Brachytheciaceae*, комплекса *Dicranaceae—Ditrichaceae*, а также общей таблицы для *Amblystegiaceae*, *Scorpidiaceae*, *Calliergonaceae*, *Hypnaceae* и части *Pylaisiaceae*). Однако политомические ключи, в которых есть сведения как по анатомии, так и по экологии мхов, не подменяют, а органично дополняют привычные дихотомические ключи. В отечественной литературе политомические ключи традиционно почти не используются, однако они удобны для больших по объему таксонов и по праву пользуются популярностью за рубежом.

В 2 томах представлено 634 высококачественных рисунка: оригинальные графические рисунки *всех* принимаемых видов и фотографии со сканирующего электронного микроскопа деталей перистома и некоторых других анатомических структур.

Несколько слов о принятой в книге системе отдела Bryophyta. На данной территории произрастают представители классов Sphagnopsida, Andreaeopsida и Bryopsida. Порядки последнего класса по строению перистома разбиты на четыре неформальные группы порядков (ГП), не оформленные таксономически: 1) ГП с нематодонтным перистомом (*Polytrichales*, *Tetraphidales*, *Buxbaumiales*); 2) ГП с двойным перистомом с зубцами экзостома, супротивными сегментами эндостома (*Diphysciales*, *Funarials*, *Disceliales*, *Catascopiales*, *Timmiales*, *Encalyptales*); 3) ГП с простым перистомом (*Dicranales*, *Archidiales*, *Grimmiales*); 4) ГП с двойным перистомом с зубцами экзостома, очередными сегментами эндостома (*Orthotrichales*, *Splachnales*, *Bryales*, *Hedwigiales*, *Hypnales*). В последнее время многие систематики практикуют применение дополнительных систематических единиц, не имеющих таксономического ранга. Такие решения зачастую удобны для обзора больших по объему таксонов и в такие безранговые группы может быть вложен филогенетический смысл. Замечу, что подобные подходы пропагандируются в том числе и «Международным кодексом ботанической номенклатуры» (статья 4, пункт 3). «...могут быть вставлены или добавлены дополнительные ранги при условии, что этим не будет внесено путаницы или ошибок».

В общей части 2-го тома дано критическое переосмысление системы бокоплодных мхов, полученное в результате многих современных работ по сопряженному анализу молекулярных и морфологических данных. Многочисленные личные знакомства авторов позволили им использовать в том числе и неопубликованные сведения некоторых ведущих бриологов — A. Vanderpoorten, L. Hedenäs, D. Quandt, H. Tsubota. Авторы, тем не менее, оговариваются (с. 616), что «многие предположения, следующие из результатов молекулярного анализа, не включены, поскольку они требуют описания дополнительных родов и семейств, объем и родство которых в настоящее время не до конца понятны». Пересмотр системы бокоплодных мхов в настоящем издании настолько значительный, что авторам приходится извиняться перед непосредственными пользователями «Флоры» за доставленные неудобства. Но с этими «неудобствами» пора мириться уже сейчас — эпиграфом ко 2-му тому, да и к состоянию всей современной номенклатуры бокоплодных мхов, может стать фраза со страницы 612: «Совершенно очевидно, что в ближайшее время традиционное понимание целого ряда крупных семейств бокоплодных мхов будет коренным образом пересмотрено, так что в любом случае изменения произойдут, и чем быстрее будет пройден данный этап — тем лучше».

Наглядное представление изменений в системе бокоплодных мхов, которые на изучаемой территории, в понимании М. С. Игнатова и Е. А. Игнатовой, представлены единственным порядком *Hypnales*, приводятся в таблицах 6 и 7 («Соотношение традиционного понимания отдельных родов бокоплодных мхов с принятым в данной книге» и «Семейства бокоплодных мхов и входящие и входившие в них роды» соответственно). Кроме того, содержание 2-го тома детализировано до уровня родов. Авторы не скрывают, что ряд родов включены ими в то или иное семейство условно: *Conardia* Robins. в *Calliergonaceae*, *Iwatsukiella* Buck et Crum в *Pseudoleskeellaceae*, *Ptilium* De Not. в *Pylaisiaceae*, *Platygyrium* B. S. G. в *Entodontaceae*, *Myrinia* Schimp., *Tomentypnum* Loeske, *Drepanium* C. Jens., *Campylophyllum* (Schimp.) Fleisch., *Ochyraea* Váňa в *Amblystegiaceae* и др.

В результате начатой радикальной ревизии бокоплодных бриофитов авторами описываются несколько таксонов. Это новый пор. *Catoscopiales* Ignatov et Ignatova, 4 новых семейства (*Heterocladiaceae* Ignatov et Ignatova, *Antitrichiaceae* Ignatov et Ignatova, *Scorpidiaceae* Ignatov et Ignatova, *Pseudoleskeellaceae* Ignatov et Ignatova) и 2 новых рода (*Hygrohypnella* Ignatov et Ignatova и *Rhytidiastrum* Ignatov et Ignatova). Кроме того, сделано 14 комбинаций в ранге вида и лектотипифицированы род *Drepanium* C. Jens. и подрод *Stereodon* Brid. рода *Hypnum* Hedw. Все номенклатурные новости представлены на с. 942.

Авторы при обработке большинства сложных групп широко привлекают новейшие монографические обзоры зарубежных авторов, однако почти никогда не следуют им полностью. В большинстве случаев у них есть своя таксономическая позиция. Интересным выглядит решение о приоритете авторства сем. *Hypnaceae*. На стр. 697 приводится следующая (неожиданная!) таксономическая цитата: *Hypnaceae* Martynov («*Hypnoides*»), 1820, Techno-Bot. Slovar: 321.

Меня как сотрудника гербария приятно удивило наличие небольшой главы о сборе, гербаризации и изучений мхов. Авторы с душевной теплотой пишут: «...*никогда* (курсив авторов — *А. С.*) не следует собирать дерновинки полностью, если поблизости нет других. Помните — она может быть последней, и вы своим сбором можете уничтожить вид в данном районе» (с. 6) и «...серьезное занятие мхами связано с организацией хотя бы небольшого гербария» (с. 7).

На мой взгляд, не совсем удачно название книги согласуется с реальным охватом территории. Под средней частью Европейской России обычно понимают среднюю полосу или несколько большую территорию, охватываемую «Определителем» П. Ф. Маевского. Формальность названия, примененного для рассматриваемой территории, понимают и сами авторы и уже на стр. 2 дают более подробную дефиницию: «...в Европейской России (за исключением районов Севера и Карелии, а также Кавказского региона, но включая Урал)...». К счастью, на первом форзаце обоих томов дана картосхема, на которой показаны границы флоры.

На практике мне показалось довольно неудобным пользоваться разъединенным указателем: списком синонимов и индексом латинских названий, в который «включены только принимаемые названия и наиболее распространенные синонимы». Дело в том, что в списке синонимов таксоны даны с авторами, но без ссылок на страницы, а таксоны в индексе — со страницами, но без авторов.

Издание «Флоры мхов средней части Европейской России» стало особенно приятным еще и потому, что теперь всем становится очевидно: в России можно издавать фундаментальные монографии по ботанике в виде высокотехнологичных продуктов полиграфического производства. В 2 увесистых томах «Флоры мхов» удивляет все: и приятная на ощупь мелованная бумага, и высококачественная печать текста, графических рисунков и фотографий с электронного микроскопа, и твердый переплет с надежной склейкой печатных листов. За все это наша особенная благодарность издательству КМК, которое славится в научных кругах своими первоклассными изданиями.

Я восхищен самоотверженной работой, проделанной М. С. Игнатовым и Е. А. Игнатовой и всеми многочисленными помощниками, которым во «Флоре мхов» выражена благодарность. Остается только поздравить с ее выходом авторов, издателей и всех, для кого эти книги станут незаменимыми спутниками в работе или учебе.

ХРОНИКА

УДК 061.3(100) : 58

© И. М. Васильева, И. А. Паутова

I МЕЖДУНАРОДНАЯ НАУЧНО-ПРАКТИЧЕСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ «БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ИНТРОДУКЦИЯ СУККУЛЕНТОВ»

I. M. VASSILJEVA, I. A. PAUTOVA. THE FIRST INTERNATIONAL SCIENTIFIC AND PRACTICAL CONFERENCE «BIOLOGICAL DIVERSITY AND SUCCULENT INTRODUCTION»

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Тел. (812) 346-36-65, 346-01-08
Факс (812) 234-45-12
E-mail: Irina@OV7539.spb.edu, irina@IP3972.spb.edu
Поступила 12.11.2004

8—10 октября 2004 г. в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (БИН РАН Санкт-Петербург) состоялась I Международная научно-практическая конференция «Биологическое разнообразие и интродукция суккулентов». Это первая конференция подобного рода, проводимая в стенах Ботанического института. Она была призвана объединить усилия ученых-теоретиков и опыт любителей-практиков по изучению и культивированию суккулентов с целью сохранения их биоразнообразия.

Суккуленты — это особая эколого-морфологическая группа растений, испытывающая все возрастающий прессинг со стороны человека. Уничтожение естественных биотопов, в которых встречаются многие суккуленты, хищнический сбор этих растений в коммерческих целях привели к тому, что все большее число их видов пополняют список Мировой Красной книги, а некоторые уже находятся на грани исчезновения.

В этих условиях становится особенно актуальным объединение результатов теоретических исследований ученых и практического опыта любителей, выращивающих суккуленты в своих коллекциях, с тем, чтобы спасти от уничтожения многие редкие и исчезающие виды. Один из путей решения этой задачи — интродукция суккулентных растений с целью их охраны и дальнейшего изучения. Первостепенная роль здесь отводится ботаническим садам, являющимся на сегодняшний день центрами интродукции растений. Немалое значение в этом процессе играют также любительские объединения. Нужно отметить, что именно коллекционеры кактусов и других суккулентов — наиболее организованная часть любителей растений в России и странах СНГ. Клубное движение в России объединяет более 30 клубов общей численностью около 500 человек, а всего в России и СНГ насчитывается более 5 тыс. любителей суккулентов. В 2002 г. было создано Российское общество любителей суккулентов, призванное объединить всех, кто заинтересован в изучении, сохранении и культивировании этих растений. Это огромная сила, которая в состоянии решать многие вопросы интродукции и охраны суккулентов.

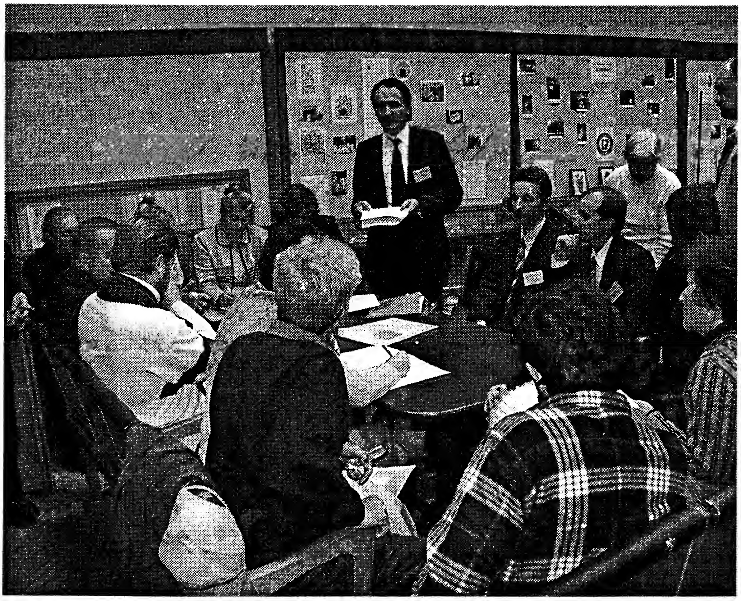

Рис. 1. Круглый стол «Конспект и Красная книга суккулентной флоры СНГ» (проводит В. В. Бялт).

Лишь в контакте ученых и практиков можно браться за постановку и разрешение многих новых теоретических и практических проблем.

Понимая насущность поставленной конференцией задачи, на нее откликнулись все ботанические сады с крупнейшими коллекциями суккулентов России, Беларуси, Украины, ученые из Израиля, Мексики, Японии, а также около 20 клубов и объединений любителей суккулентов в СНГ, зарубежные общества из Чехии, Австрии, Голландии (всего около 150 участников). Сборник материалов конференции, выпущенный к началу ее работы, включает 121 статью по различным проблемам

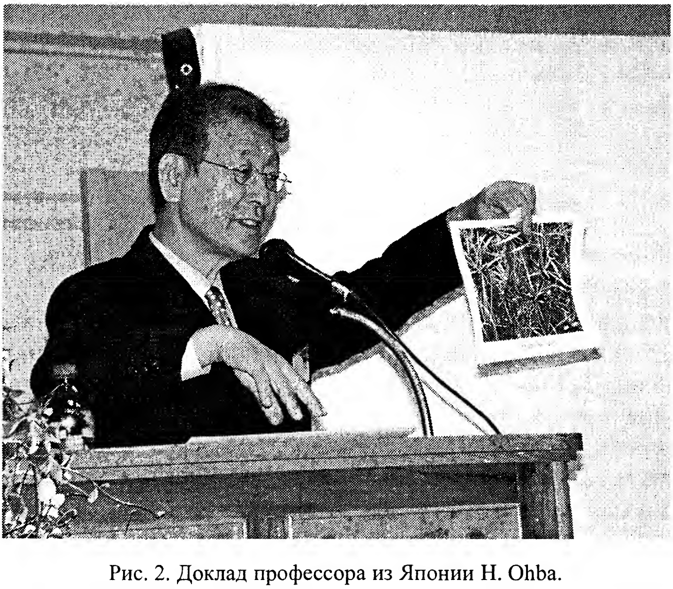

Рис. 2. Доклад профессора из Японии H. Ohba.

биологии, систематики, филогении, анатомии, морфологии, физиологии, биохимии, эмбриологии, интродукции и охраны суккулентов, а также вопросам их агротехники и защиты. В сборнике отражены проблемы и перспективы развития любительских организаций и их взаимодействия с научными ботаническими учреждениями.

Работа Конференции проходила по 3 секциям: I — Интродукция суккулентов: теория и практика, II — Биологическое разнообразие суккулентов, III — Перспективы изучения и интродукции суккулентов в России. Всего было заслушано 6 пленарных и 37 секционных докладов. Было представлено и обсуждено 28 стендовых докладов. Во время работы круглого стола «Конспект и Красная книга суккулентной флоры СНГ» рассматривались и обсуждались проблемы, связанные с этим проектом, была создана рабочая группа, в состав которой вошли представители ботанических учреждений и любительских организаций. Большой интерес среди участников конференции вызвали экскурсии в Ботанический сад по коллекциям суккулентов: в фонды и экспозиционную оранжерею, по тропическому маршруту, мастер-классы ведущих агрономов БИН РАН. В течение всех дней работы Конференции была открыта выставка суккулентов, организованная Российским обществом любителей суккулентов и налажена продажа печатной продукции, касающейся суккулентных растений. Большинство любительских клубов оформили свои стенды коллекциями живых растений. В заключительный день были подведены итоги и награждены победители конкурса любительских докладов, вошедших в сборник материалов конференции.

Нужно отметить, что в дни работы I Международной научно-практической конференции проходила также III конференция Российского общества любителей суккулентов (РОЛС), на которой было представлено большинство клубов — членов Общества. На этой конференции был заслушан отчет Совета, проведены его перевыборы и обсуждены основные направления работы Общества.

Научно-практическая конференция «Биологическое разнообразие и интродукция суккулентов» вызвала большой интерес среди сотрудников БИН РАН и любителей суккулентов С.-Петербурга, привлекла внимание средств массовой информации. Ее работа освещалась в программах телевидения и радио. Участники конференции приняли резолюцию, основной идеей которой стало высказанное большинством пожелание проводить подобные конференции регулярно.

РЕЗОЛЮЦИЯ

I Международной научно-практической конференции «Биологическое разнообразие и интродукция суккулентов»

I Международная научно-практическая конференция «Биологическое разнообразие и интродукция суккулентов», заслушав и обсудив 6 пленарных, 37 устных и 28 стендовых докладов, выражает удовлетворение проделанной активной работой всех ее участников и признает целесообразным:

1. Проводить подобные конференции регулярно каждые 2—3 года. Для их подготовки и проведения создать постоянно действующую комиссию, состоящую из 5—7 человек, представителей научных ботанических учреждений, любительских организаций и других заинтересованных сторон. Формирование комиссии возложить на Оргкомитет I НПК.

2. В период между конференциями проводить семинары, школы и круглые столы по различным теоретическим вопросам интродукции и биоразнообразия суккулентов, а также практическим аспектам их культивирования.

3. Создать рабочую группу и начать подготовительную работу по сбору материала для «Суккулентной флоры СНГ» и «Красной книги суккулентов СНГ» (координатор — В. В. Бялт).

4. Всем участникам конференции способствовать пропаганде знаний о суккулентах в научных, научно-популярных публикациях, лекционной и выставочной деятельности, а также используя специальный создаваемый инициативной группой сайт в интернете.

5. Приурочивать к работе НПК выставку суккулентных растений, организованную любителями с целью пропаганды их достижений.

6. Рекомендовать всем заинтересованным сторонам создание на территории СНГ Общества друзей ботанических садов, выполняющих не только научную, но и культурно-просветительскую функцию, что особенно актуальную в настоящее время.

7. Результаты работы НПК и принятую резолюцию довести до сведения всех научных ботанических учреждений и любительских организаций через печатные органы и средства массовой информации.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2005. VOL. 90. N 4)

Page

Slemnev N. N., Kamelin R. V., Gunin P. D., Bazha S. N. Shrub communities and their role in successional changes in the forest-steppe zone of Mongolia 481

Vickulin S. V., LePage Ben A., Shalisko V. Y. *Taxodium balticum* (*Taxodiaceae*) in the Palaeogene flora of Pasekovo (Voronezh Region) 509

COMMUNICATIONS

Bardunov L. V., Vasiljev A. N. Ways of formation of the moss ecological groups in the taiga flora 527

Alekseeva R. N., Oksanen P. O. Vegetation and stratigraphy of the Usinsk Bog (Republic of Komi) 536

Ivchenko T. G. Mire complexes of the Ilmensky Nature Reserve (South Ural) 544

Vershinina O. M. Ephemeroids of Peterhof road parks (St. Petersburg) 555

Godin V. N. Variability of floral characters of *Pentaphylloides fruticosa* (*Rosaceae*) in the Central and South-Eastern Altai. 1. Monomorphic coenopopulations 563

Plisko M. A. Fruit and seed structure of *Levenhookia stipitata* and *Stylidium* species (*Stylidiaceae*) 575

Sedelnikova T. S., Pimenov A. V. Karyological study of swamp and dry valley populations of *Larix sibirica* (*Pinaceae*) from West Siberia 582

FLORISTIC RECORDS

Bakalin V. A. *Schofieldia* and *Cryptocoleopsis*, the new genera of liverworts (*Hepaticae*) to the flora of Russia 594

HISTORY OF SCIENCE

Firsov G. A., Yarmishko V. T. Nikolay Evgenievich Bulygin as a dendrologist and phenologist 604

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY

Seregin A. P. *M. S. Ignatov*, *E. A. Ignatova.* Moss flora of the Middle European Russia (Moscow, 2003. Vol. 1: *Sphagnaceae — Hedwigiaceae.* P. 1—608; Moscow, 2004. Vol. 2: *Fontinalaceae — Amblystegiaceae.* P. 609—960) 622

CHRONICLES

Vassiljeva I. M., Pautova I. A. The first International scientific and practical conference «Biological Diversity and Succulent Introduction» 626

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2005. Т. 90. № 4)

Стр.

Слемнев Н. Н., Камелин Р. В., Гунин П. Д., Бажа С. Н. Кустарниковые сообщества и их роль в сукцессионных процессах в лесостепной зоне Монголии 481

Викулин С. В., ЛеПаж Бен А., Шалиско В. Ю. *Taxodium balticum* (*Taxodiaceae*) в палеогеновой флоре Пасекова (Воронежская область) 509

СООБЩЕНИЯ

Бардунов Л. В., Васильев А. Н. Пути формирования экологических групп мхов во флоре тайги 527

Алексеева Р. Н., Оксанен П. О. Растительность и стратиграфия Усинского болота (Республика Коми) 536

Ивченко Т. Г. Болотные комплексы Ильменского заповедника (Южный Урал) . . . 544

Вершинина О. М. Эфемероиды парков Петергофской дороги (Санкт-Петербург) 555

Годин В. Н. Изменчивость признаков цветка *Pentaphylloides fruticosa* (*Rosaceae*) в Центральном и Юго-Восточном Алтае. 1. Мономорфные ценопопуляции 563

Плиско М. А. Строение плода и семени у *Levenhookia stipitata* и видов рода *Stylidium* (*Stylidiaceae*) 575

Седельникова Т. С., Пименов А. В. Кариологическое изучение болотной и суходольной популяций *Larix sibirica* (*Pinaceae*) из Западной Сибири 582

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Бакалин В. А. *Schofieldia* и *Cryptocoleopsis* — новые роды печеночников (*Hepaticae*) для флоры России 594

ИСТОРИЯ НАУКИ

Фирсов Г. А., Ярмишко В. Т. Николай Евгеньевич Булыгин как дендролог и фенолог 604

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Серегин А. П. *М. С. Игнатов*, *Е. А. Игнатова*. Флора мхов средней части Европейской России. (М., 2003. Т. 1: *Sphagnaceae* — *Hedwigiaceae*. С. 1—608; М., 2004. Т. 2: *Fontinalaceae* — *Amblystegiaceae*. С. 609—960) 622

ХРОНИКА

Васильева И. М., Паутова И. А. I Международная научно-практическая конференция «Биологическое разнообразие и интродукция суккулентов» 626

К СВЕДЕНИЮ ЧИТАТЕЛЕЙ!

26—30 июня 2005 г. в Потсдаме (Нью-Йорк, США) состоится Международная конференция POAC-05. Председателем секции «Полярная экология» является академик РАН Г. Г. Матишов.

Информация о конференции по адресу: www.poac-05.com. E-mail: mmbi@mmbi.info.

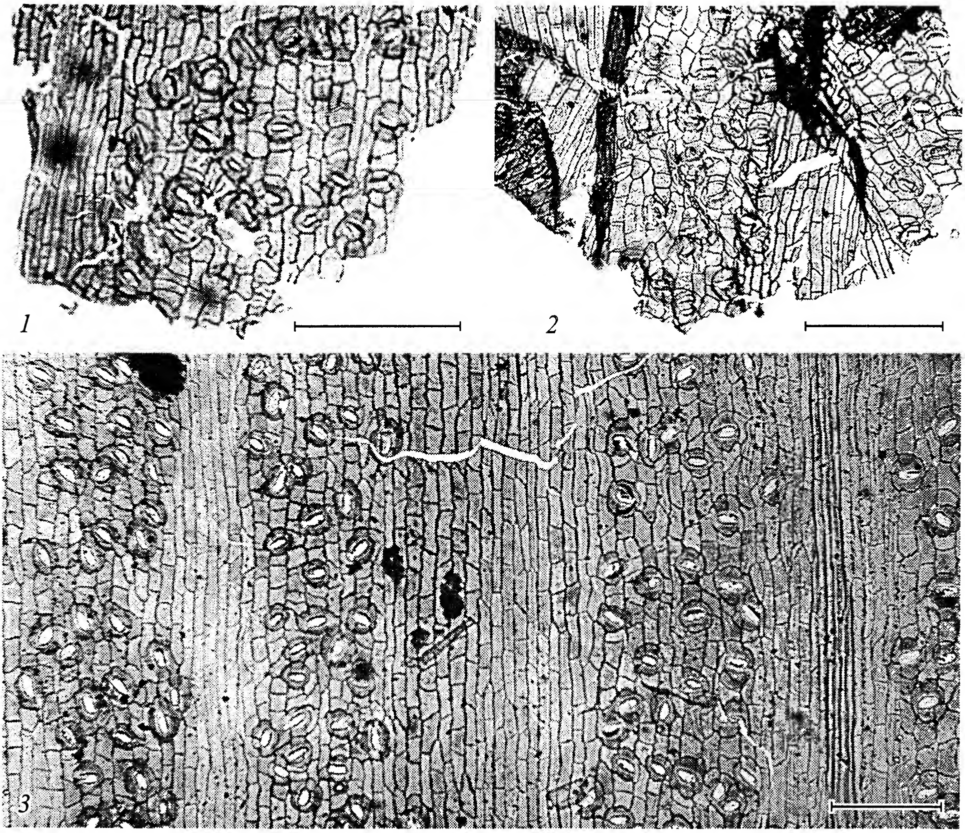

Таблица I. Эпидермис листьев ископаемых (*1*, *2*) и современного (*3*) видов *Taxodium*.

1, *2* — *T. balticum*, обр. 23, колл. 1392 БИН; *3* — *T. mucronatum*, coll. C. H. et M. T. Mueller, Sierra Madre Oriental, Mexico, 1303 LE. Устьица ортогонально ориентированы в отношении продольной оси листа как у современного, так и у ископаемого видов, см. Масштабная линейка — 100 мкм.

К с. 514

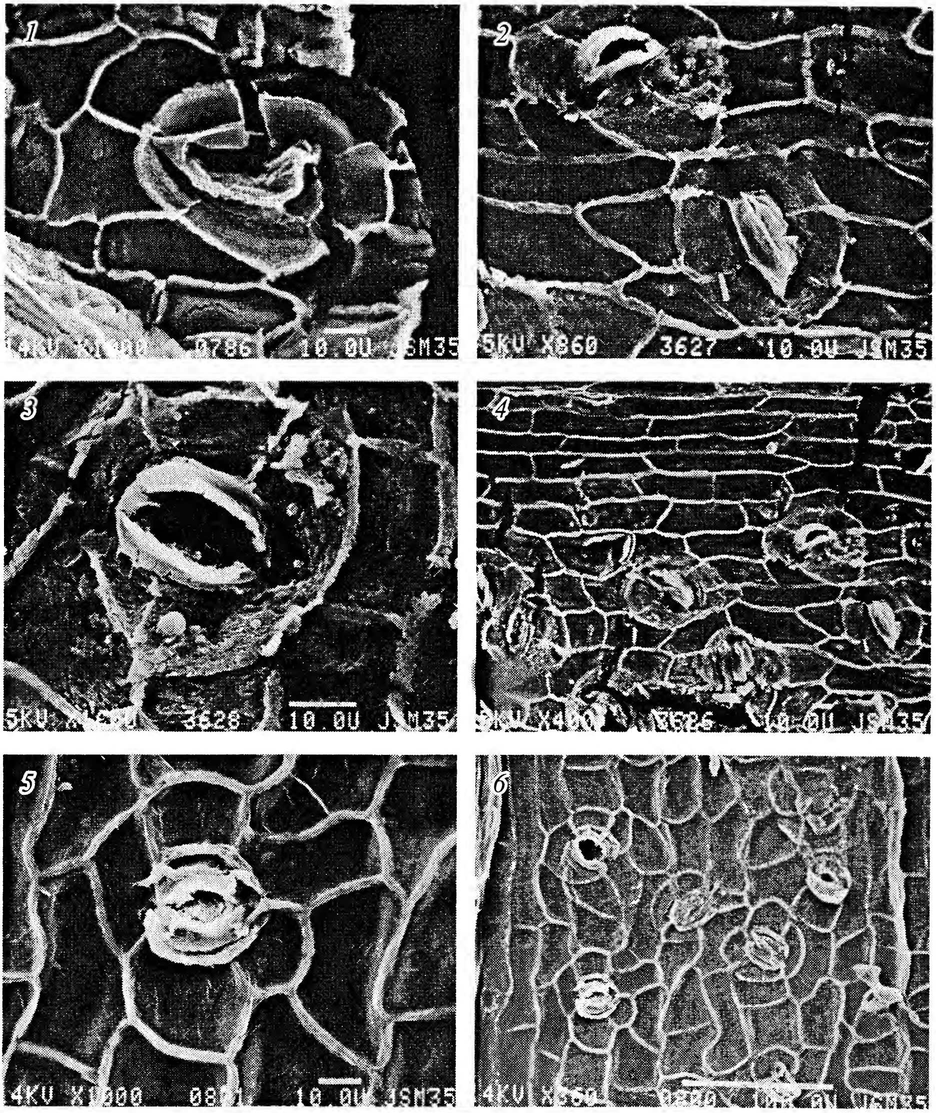
1
4KU X1000 0786 10.0U JSM35
2
5KU X860 3627 10.0U JSM35
3
5KU 3628 10.0U JSM35
4
X400 3626 10.0U JSM35
5
4KU X1000 0871 10.0U JSM35
6
4KU X860 10.0U JSM35

Таблица II. Микроморфология листьев ископаемого и современных видов *Taxodium*.

1—*4* — микроморфология листьев ископаемого *T. balticum*: *1*, *3* — устьичные аппараты энциклоцитного типа, абаксиальная поверхность; *3* — кутикулярные гребни, выраженные «Т»-образные полярные ламеллы сохранились на верхнем конце замыкающих клеток; *2*, *4* — внутренний вид абаксиальной поверхности листа; *5*, *6* — микроморфология листьев современных *T. distichum*: *5* — нестабильный субэнциклоцитный стоматотип, слабое отличие клеток устьичного кольца от прилегающих эпидермальных клеток, абаксиальная поверхность листа, «Т»-образная полярная ламелла не выражена, *6* — внутренний вид абаксиальной поверхности листа (СЭМ). Масштабные линейки, мкм: *1* — 4, *5* — 10, *6* — 100.

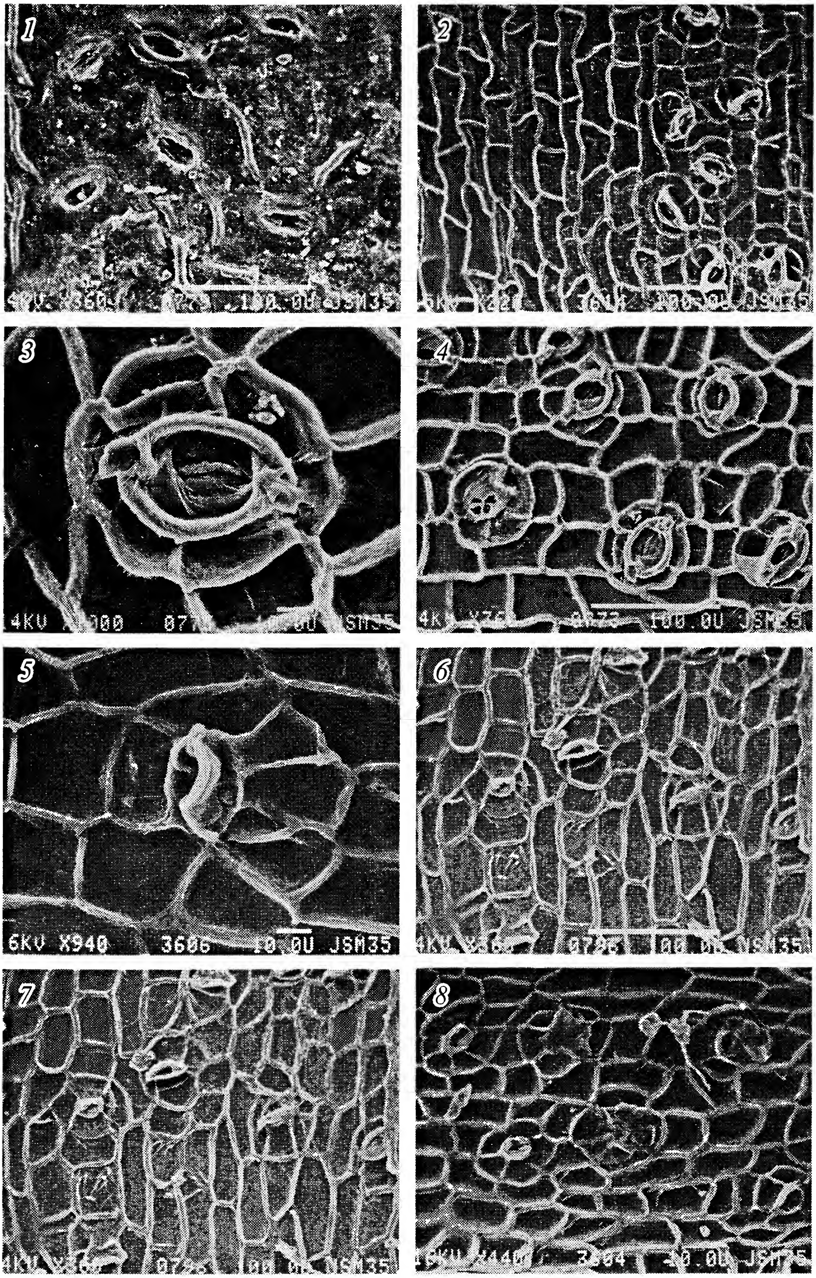

Таблица III. Микроморфология листьев современных видов *Taxodium*.

1—4 — *T. mucronatum*: *1* — внешний вид абаксиальной поверхности листа с ортогональной ориентацией устьичных аппаратов по отношению к продольной оси листа. кутикулярные складки хорошо выражены; *2*, *4* — внутренний вид абаксиальной поверхности листа; *3* — энциклоцитный устьичный тип, клетки устьица отличаются от основных клеток эпидермы, абаксиальная поверхность, кутикулярные гребни развиты, отчетливые «Т»-образные ламеллы в полярных зонах замыкающих клеток; *5—8* — *T. ascendens*: *5*, *7* — субэнциклоцитный стоматотип с нестабильным по форме кольцом клеток, слабо отличающихся от основных клеток эпидермы, абаксиальная поверхность листа: *6*, *8* — внутренний вид абаксиальной поверхности листа (СЭМ). Масштабные линейки, мкм: *1*, *2*, *4*, *6* — 100: *3*, *5*, *7*, *8* — 10.

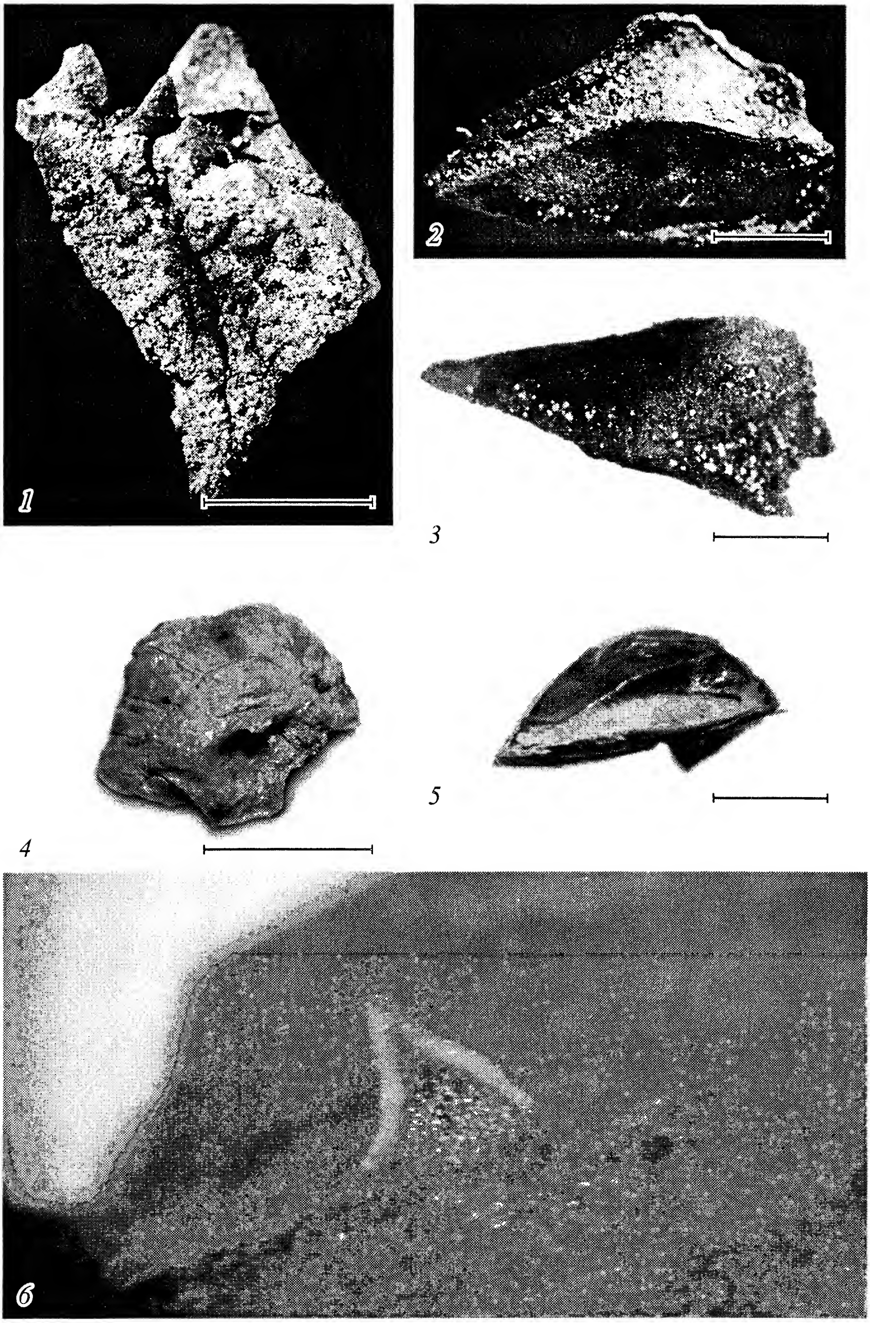

Таблица IV. Чешуи женских шишек и семена ископаемых (*1—3*) и современных (*4—6*) *Taxodium*.

1—3 — *T. balticum*: керновый материал скважины № 7 (глубина 10.0—11 м), Пасеково, палеокарпологическая колл. 462, БИН; *1* — фрагмент чешуи женской шишки с острыми поверхностными шипами, сходными с шипами *T. mucronatum*; *2*, *3* — ископаемые семена *Taxodium* из Пасеково, соответствующие карпологическому виду *T. heerii* Dorof. и напоминающие меловой *Taxodiastrum* Dorof.; *4*, *5* — *T. mucronatum*, coll. V. Yu. Shalisko Guadalajara, Mexico: *4* — чешуя женской шишки; *5* — семя; *6* — фрагмент чешуи женской шишки с острым поверхностным шипом, см. Масштабные линейки, мм: *1*, *4* — 5, *2*, *3*, *5* — 2; *6* — ×20.

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2005. Т. 90. № 4. 481—632.